東京帝國大學理學部紀要
第三類 植物學
第四冊 第五篇

JOURNAL
OF THE
FACULTY OF SCIENCE
IMPERIAL UNIVERSITY OF TOKYO

SECTION III BOTANY

Vol. IV Part 5

TOKYO
Published by the University

December 26, 1935

The "JOURNAL OF THE FACULTY OF SCIENCE" is the continuation of the "JOURNAL OF THE COLLEGE OF SCIENCE" published by this University in forty-five volumes (1887–1925), and is issued in five sections:

Section I.—Mathematics, Astronomy, Physics, Chemistry
Section II.—Geology, Mineralogy, Geography, Seismology
Section III.—Botany
Section IV.—Zoology
Section V.—Anthropology

All communications relating to this JOURNAL should be addressed to the DEAN OF THE FACULTY OF SCIENCE, IMPERIAL UNIVERSITY OF TOKYO.

Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie der Vermehrung der Chloroplasten.[1]

Von

Kogane KIYOHARA

Mit 7 Tafeln und 31 Abbildungen im Text

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung

Unter dem Namen, „Chromatophoren" versteht man ein plasmatisches Organ, welches bei allen Pflanzengruppen mit Ausnahme der Pilze vorkommt und in sich einige Farbstoffe enthält oder die Fähigkeit sie zu bilden besitzt. Die Chloroplasten sind eine Art der, welche unter diesem Namen zusammengefaßt werden. Bekanntlich ergrünen sie am Licht und spielen, vom physiologischen Standpunkt abgesehen, die wichtigste Rolle, die Kohlensäure unter der Einwirkung von Lichtstrahlen innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen zu

1) Contributions from the Divisions of Plant-Morphology and of Genetics, Botanical Institute, Faculty of Science, Tokyo Imperial University, No. 160.

zersetzen, um die Stärke darin als Produkt der Assimilation zu synthesieren. So müssen wir sagen, daß sie eines der Organe des Protoplasten sind, deren physiologischen Rolle am sichersten festgestellt worden sind. Es ist daher nicht zu verwundern, daß ein Versuch bis heute von verschiedenen Autoren mehrmals gemacht worden ist, näheres über ihre Struktur kennenzulernen, da erst unter deren Herrschaft die soeben erwähnte Synthese des ersten organischen Nährstoffes der Welt ermöglicht wird, obwohl sie bis heute noch nicht immer genügend klargestellt worden ist. Ferner ist besonderes Interesse den Chloroplasten nicht nur deshalb gewidmet worden, weil die weitverbreitete grüne Farbe des Pflanzenreiches bekanntlich auf die in den Chloroplasten gebildeten Farbstoffe zurückgeführt wird, sondern auch wegen der bis heute klar gewordenen genetischen Daten betreffs der Pflanzenfarbe, welche allem Anschein nach, in enger Beziehung mit den Chloroplasten stehen. Überblicken wir einmal die Literatur betreffs der Chloroplasten b.z.w. der Farbe des Pflanzenkörpers, so können wir viele Beispiele auffinden, welche, was ihre Resultate anbetrifft, nicht nur von der MENDEL'schen Regel von Grund aus abweichen, sondern auch erst im Zusammenhang mit den Chloroplasten erklärlich werden. Unter diesen Umständen der Verhältnisse sehen wir uns zu der Vermutung veranlaßt, daß die Chloroplasten, wie es bei dem Zellkern der Fall ist, als eine selbständige Erbsubstanz anzusehen sind, welche ganz unabhängig von dem Zellkern von Zelle zu Zelle übergeführt wird. In dieser Hinsicht regt sich besonderes Interesse für ihren Vermehrungsmodus sowie ihr Schicksal bei dem Befruchtungsvorgang, weil sie als der Schlüssel des Schlußes dafür betrachtet werden, ob sie eine solche Erbsubstanz sind oder nicht. In Wirklichkeit ist bis heute eine stattliche Reihe von Arbeiten darüber von verschiedenen Autoren mitgeteilt worden. Die Geschichte der Chloroplastenforschung, besonders die ihrer Vermehrung, wurde bis heute von verschiedenen Autoren z. B. CAVERS (1914), ZIRKLE (1927), WILSON (1925), SHARP (1926), SCHÜRHOFF (1924) u. a. mehrmals erörtert. Daher scheint es mir überflüssig, alles, hier ausführlich wiederzuholen. Hier möchte ich daher nur ganz kurz erwähnen, daß seit der Entdeckung der Chondriosomen in pflanzlichen Zellen von MEVES (1904) allmählich die Erforschung über den genetischen Zusammenhang zwischen Chloroplasten und Chondriosomen eingesetzt hat, welche nicht nur an die Individualitätstheorie der Chloroplasten, welche bis Anfang unseres Jahrhundertes, nach klassischen Untersuchungen von SCHIMPER (1883) und MEYER (1883), als gelöst betrachtet worden war, Zweifel erhoben hat, sondern auch mit übereinstimmenden Ergebnissen seither erschienener Arbeiten die heutige herrschende

Meinung betreffs ihrer Vermehrung aufgebaut hat, daß die oben erwähnte Vermutung betreffs der Individualität der Chloroplasten von Grund aus verändert werden muß und darausfolgt, daß das lange ungelöst bleibende Rätsel über das Schicksal der Chloroplasten in Geschlechtszellen bei dem Befruchtungsvorgang, selbst als ein sicherer Beweis dafür betrachtet wird, daß sie niemal eine solche Erbsubstanz wie der Zellkern darstellen trotzdem dies bei einigen Kryptogamen mit Sicherheit festgestellt worden ist. Aber, wie oben im Anfang dieser Einleitung erwähnt, wissen wir viele Tatsachen, welche, allem Anschein nach, an die Individualität der Chloroplasten erinnern. Aus diesen und jenen Erwägungen habe ich die hier mitgeteilte Arbeit unternommen, welche in den letzten acht Jahren im Botanischen Institut der Kaiserlichen Universität zu Tokyo ausgeführt worden ist. An dieser Stelle sei es mir gestattet meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. emer. Dr. K. FUJII, unter dessen Leitung vorliegende Arbeit ausgeführt worden ist, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ferner ist es eine angenehme Pflicht, der Wada-Kunkô-Kwai sowie der Hattori-Hôkô-Kwai für ihre pekümiäre Unterstützung während der Arbeiten meinen besten Dank auszusprechen.

II. Morphologie der Chloroplasten

Über die Morphologie der Chromatophoren von Algen schulden wir Dank den weitgehenden Untersuchungen von FR. SCHMITZ (1882). Nach ihm sind die Gestalt und die Zahl der Chromatophoren von Algen in einer Zelle je nach der Gattung und Gruppe sehr mannigfaltig wechselnd, aber es ist je für eine betreffende Algenform konstant und festbestimmt, daß die Chromatophoren in der Einzahl oder mehrzahl in der einzelnen Zelle auftreten. Die einfachste Form solcher Chromatophoren ist die Gestalt von kleinen Scheiben mit teils gerundetem teils unregelmäßig eckigem Umriß. Der Rand der Chromatophoren ist bald in mannigfaltigster Weise gelappert, bald mehr oder weniger bandförmig in der Länge gedehnt, oder die Höcker am Rande derselben werden radiär so verlängert, daß ihre Gesammtgestalt eine sternförmige wird.

Seltener finden sich bandförmig gestaltete Chromatophoren, die in spiraliger Drehung der zylindlichen Seitenwand der Zelle angelagert sind. Diese Scheiben oder Bänder sind teils flach ausgestreut teils gekrümmt und eingerollt. Jedenfalls bieten die Chromatophoren von Algen eine Mannigfaltigkeit dar, betreffs ihrer Form, Größe und ihres Baues. Von den höheren Algen

an aufwärts werden die Chloroplasten sehr konstant und scheibenförmig mit Ausnahme von *Anthoceros* und *Nothocylus,* bei welchen jede vegetative Zelle nur einen sehr großen Chloroplast enthält. Dem entgegen werden bei Blütenpflanzen ihre Form und Größe auffallender konstant, wie die Tatsache zeigt, daß die Messung der Durchmesser der Chloroplasten MÖBIUS (1920) Anlaß gab, zu schließen, daß die ziemlich konstante Größe der Chloroplasten bei Blütenpflanzen mit der Assimilation der Pflanzen irgendwie zu tun hat, und daß die Chloroplasten im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung von der Mannigfaltigkeit ihrer Gestalt und Größe bei Algen bis zur Konstanz von kleinen Scheiben bei Blütenpflanzen übergegangen sind. Bevor ich in Näheres über die Struktur der Chloroplasten eintrete, möchte ich eigene Messungsresultate der Durchmesser der Chloroplasten von 262 Pflanzen tabellarisch darbieten, um zu zeigen, wie MÖBIUS's Befunde ihre Tragweite fördern. Die Untersuchungspflanzen wurden im Botanischen Garten der Kaiserlichen Universität zu Tokyo gesammelt. Da, wie bekannt, die Chloroplasten nicht selten ziemlich große Stärkeeinschlüsse als Produkt der Assimilation enthalten, ist die Messung des Durchmessers der Chloroplasten mit bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft. In Wirklichkeit sehen die Chloroplasten dabei ihrer Stärkeeinschlüssen halber, häufig sehr viel größer als ihre echte Größe aus. Außerdem fehlt es nicht an Fällen, wo wir an ihren Oberflächen sehr kleine Öltropfen beobachten. In solchen Fällen werden die Chloroplasten, wie es bei Stärkeeinschlüssen der Fall gewesen ist, beträchtlich vergrößert, obwohl das einzelne Öltröpfchen seiner Kleinheit halber unsichtbar ist. Jedenfalls hindern die Stärkeeinschlüsse sowie die Öltropfen an ihrer Oberfläche sehr häufig die Messung der echten Größe der Chloroplasten. Deswegen wurden die Beobachtungen manchmal an solchen Materialien ausgeführt, die kurze Zeit im Schatten gelagert wurden. Jedenfalls ist es sehr schwer oder unmöglich im strengen Sinne die echten Größen zu messen. Man würde also vielleicht berechtigt sein anzunehmen, daß die hier mitgeteilten Durchmesser derselben, wie es wahrscheinlich ist, mehr oder weniger größer als die echte Größe seien. Es sei noch erwähnt, daß die Beobachtungen stets bei ausgewachsenen Blättern ausgeführt wurden, welche aus möglichst verschiedenen Pflanzengruppen genommen wurden. Die Messungsergebnisse der Größe der Chloroplasten sowie ihre Formen von 262 Blütenpflanzen sind in den folgenden Tabellen zusammengefaßt:

Tabelle I

Übersicht der Größe und Form der Chloroplasten

I. Unterabteilung Gymnospermae

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körner-größe*	Körner-form	Bemerkungen
Klasse I Cycadales	*Cycas revoluta*	ca. 3	rundlich	normal
	C. circinalis	2-3	"	"
Klasse IV Ginkgoales	*Ginkgo biloba*	3-3	"	"
Klasse V Coniferae	*Taxus cuspidata*	2-4	"	"
	Taxus baccata	2-5	"	fettreich Körnergröße variabel.
	Cephalotaxus drupacea var. *koraiana*	ca. 3	"	normal
	Podocarpus macrophylla	2-3	"	"
	P. nagi	2-3	"	"
	Sciadopitys verticillata	2-3	"	"
	Cedrus Smisoniana	3-4	"	"
	Cedrus sp.	3-6	"	fettreich hellgrün, Körnergröße variabel.
	Torreya nucifera	3-4	"	normal
	Thuja orientalis	ca. 3	"	"
	T. occidentalis	3-4	"	"
	T. Standishii	ca. 3	"	"
	Juniperus chinensis	3-4	"	"
	J. communis	3-4	"	"
	Cunninghamia lanceolata	3-4	"	"
	Pinus densiflora	2-3	"	"
	P. Thunbergii	2-3	"	"
	P. parviflora	2-3	"	"
	Chamaecyparis pisifera	3-4	"	"
	C. obtusa	ca. 3	"	"
	Picea yezoensis	3-4	"	"
	Abies firma	3-6	"	"
	Cryptomeria japonica	3-4	"	"
	Larix leptolepis	ca. 3	"	"
	Thujopsis dolabrata	ca. 3	"	"
	Tsuga Sieboldii	ca. 3	"	"
Klasse VI Gnetales	*Ephedra sinica*	ca. 3	"	"

* Hier gegebene Ziffern zeigen die Zahlen der Intervalle des Maßstabes des Mikrometers, und das Intervall beträgt ca. 1.4μ.

II. Unterabteilung Angiospermae

I. Klasse Monocotyledoneae

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körner-größe	Körner-form	Bemerkungen
Reihe I Pandanales	*Typha latifolia*	3–4	rundlich	normal
	Pandanus boninensis	3–4	"	"
	Sparganium ramosum	3–4	"	"
Reihe II Helobiae	*Potamogeton polygonifolius*	ca. 3	"	"
	P. crispus	4–6	"	größere Körner hellgrün.
	Sagittaria sagittifolia	ca. 3	"	normal
	Arisma plantago	3–4	"	"
	Elodea canadensis		"	"
	Hydrilla verticillata	3–4	"	"
Reihe IV Grumiflorae	*Zea mays*	3–5	"	größere Körner hellgrün.
	Andropogon sorghum	2–3	"	normal
	A. nardus var.	2–3	"	"
	Panicum miliaceum	ca. 3	"	"
	Setaria Italica	ca. 3	"	"
	Triticum vulgare	2–3	"	"
	Coix lacryma	2–5	"	größere Körner hellgrün.
	Arundo bifaria	2–3	"	normal
	Pennisetum japonicum	2–3	"	"
	Themeda japonica	2–3	"	"
	Shibataea kumasasa	2–3	"	"
	Sasa albomarginata	ca. 3	"	"
	Oryza sativa	ca. 3	"	"
Reihe V Principes	*Trachycarpus excelsa*	ca. 3	"	"
	Rhapis humilis	ca. 3	"	"
Reihe VII Spathiflorae	*Amorphophallus konjac*	3–4	"	"
	Colocasia antiquorum	ca. 3	"	"
	Lemna paucicostata	3–4	"	"
Reihe VIII Farinosae	*Eriocaulon Sieboldianum*	3–4	"	größere Körner hellgrün.

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körner-größe	Körner-form	Bemerkungen
	Commelina communis	ca. 3	rundlich	normal
	Rhoeo discolor	3–4	„	„
Reihe IX Liliflorae	*Juncus papillosus*	2–3	„	„
	J. sp.	2–3	„	„
	J. alatus	2–3	„	„
	Carex picta	2–3	„	„
	Allium Ledebourianum	2–3	„	„
	Heterosmilax japonica	3–4	„	„
	Smilax China	ca. 3	„	„
	Hemerocallis fulva	ca. 3	„	„
	Hosta japonica	3–4	„	„
	Allium Cepa	3–5	„	größere Körner hellgrün.
	Liriope graminifolia	3–4	„	normal
	Erythronium japanicum	3–5	„	größere Körner hellgrün.
	Rhodea japonica	5–7	„	größere Körner hellgrün.
	Asparagus officinalis	ca. 3	„	normal
	Yucca gloriosa	3–5	„	größere Körner hellgrün.
	Y. filamentosa	ca. 3	„	häufig polyedrisch gedruckt.
	Polygonatum japonicum	3–4	„	normal
	Ruscus aculeatus	3–4	„	„
	Zephyranthes candida	3–4	„	„
	Narcissus tazetta	3–4	„	„
	Dioscorea tokoro	2–3	„	„
	D. japonica	ca. 3	„	„
	Iris germanica	3–4	„	„
	I. tectorum	3–4	„	„
	I. florentina	2–5	„	„
	I. ensata	3–4	„	„
Reihe X Scitamineae	*Musa basho*	ca. 3	„	„
	Zingiber officinalis	4–5	„	größere Körner hellgrün.
	Canna edulis	ca. 3	„	normal

II. Klasse Dicotyledoneae

I. Unterklasse Archichlamydeae

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körner-größe	Körner-form	Bemerkungen
Reihe I Verticillatae	*Casuarina equisetifolia*	3-4	rundlich	normal
Reihe II Piperales	*Piper* sp.	3-4	,,	,,
	Piper sp.	3-4	,,	,,
	Houttuynia cordata	3-4	,,	,,
	Saururus Loureiri	ca. 3	,,	,,
Reihe III Salicales	*Salix.* sp.	2-3	,,	,,
	Salix. sp.	2-3	,,	,,
	Populus alba	2-3	,,	,,
	P. sp.	2-3	,,	,,
Reihe IV Myricales	*Myrica rubra*	3-4	,,	,,
Reihe VII Juglandales	*Juglans Sieboldiana*	2-3	,,	,,
	Platycarya strobilacea	ca. 3	,,	,,
Reihe VIII Fagales	*Castanea crenata*	ca. 3	,,	,,
	Quercus glauca	ca. 3	,,	,,
	Q. acuta	3-4	,,	,,
	Q. phylireoides	2-3	,,	,,
	Fagus Sieboldii	2-3	,,	,,
	Pasania Sieboldii	ca. 3	,,	,,
	P. cuspidata	ca. 3	,,	,,
	P. edulis	ca. 3	,,	,,
	Carpinus yezoensis	2-3	,,	,,
	Alnus japonica	ca. 3	,,	,,
	Corylus heterophylla	3-4	,,	,,
	C. rostrata	3-4	,,	,,
Reihe IX Urticales	*Ficus elastica*	2-3	,,	,,
	F. caryca	ca. 3	,,	,,
	F. erecta	ca. 3	,,	,,
	Morus bombycis	2-3	,,	,,
	Broussonetia papyrifera	2-3	,,	,,

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körner-größe	Körner-form	Bemerkungen
	Urtica Thunbergiana	2–3	rundlich	normal
	Memorialis hirta	ca. 3	,,	,,
	Cannabis sativa	2–3	,,	,,
	Pilea viridissima	2–3	,,	,,
	Humulus japonicus	ca. 3	,,	,,
	H. cordifolius	ca. 3	,,	,,
Reihe XI Santalales	*Thesium sinense*	ca. 3	,,	,,
	Viscum sp.	ca. 3	,,	,,
	Loranthus sp.	ca. 3	,,	,,
Reihe XII Polygonales	*Rumex Acetosa*	3–4	,,	,,
	R. japonicus	ca. 3	,,	,,
	Polygonum multiflorum	3–4	,,	,,
	P. persicaria	ca. 3	,,	,,
	Fagopyrum esculentum	2–3	,,	,,
Reihe XIV Centrospermae	*Beta vulgaris*	2–3	,,	,,
	Chenopodium album	2–3	,,	,,
	Spinacea oleracea	2–3	,,	,,
	Amarantus sp.	ca. 3	,,	,,
	Mirabilis jalapa	ca. 3	,,	,,
	Phytolacca esculenta	3–4	,,	,,
	Tetragonia expansa	4–5	,,	,,
	Lychnis coronaria	3–4	,,	,,
	Dianthus superbus	ca. 3	,,	,,
	D. japonicus	2–3	,,	,,
	Saponaria officinalis	2–3	,,	,,
Reihe XV Ranales	*Nymphaea alba*	ca. 3	,,	,,
	Nelumbo nucifera	3–4	,,	,,
	Paeonia albiflora	3–4	,,	,,
	Nandina domestica	ca. 3	,,	,,
	Magnolia kobus	ca. 3	,,	,,
	Liriodendron tulipifera	3–4	,,	,,
	Kadsura japonica	ca. 3	,,	,,
	Ilicium anisatum	3–4	,,	,,
	Michelia compressa	3–5	,,	,,
	Cinnamomum sericeum	3–4	,,	,,

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körner-größe	Körner-form	Bemerkungen
	Cinnamonum camphora	2–3	rundlich	normal
Reihe XVI Rhoeadales	*Papaver orientale*	3–5	„	„
	Isatis oblongata	ca. 3	„	„
	Brassica oleracea	ca. 3	„	„
	B. chinensis	ca. 3	„	„
	Rhaphanus sativus	3–4	„	„
	Matthiola incana	ca. 3	„	„
Reihe XVII Sarraceniales	*Sarracenia* sp.	3–4	„	„
	Drosera rotundifolia	3–4	„	„
	D. longifolia	3–4	„	„
	Nepenthes sp.	3–4	„	„
Reihe XVIII Rosales	*Hydrangea macrophylla*	3–4	„	„
	Canavalia ensiformis	ca. 3	„	„
	Vicia faba	3–4	„	„
	Caesalpinia Sappan	2–3	„	„
	Lathyrus maritimus	ca. 3	„	„
	L. sp.	3–4	„	„
	Pueraria Thunbergiana	ca. 3	„	„
	Wistaria floribunda	2–3	„	„
	Cydonia japonica	2–3	„	„
	C. sinensis	2–3	„	„
	Prunus yedoensis	2–3	„	„
	P. persica	ca. 3	„	„
	Kerria japonica	ca. 3	„	„
Reihe XIX Geraniales	*Pelargonium zonale*	3–4	„	„
	Daphniphyllum macropodum	3–4	„	„
	Zanthoxylum planispinum	ca. 3	„	„
	Citrus nobilis	ca. 3	„	„
	Mallolus japonicus	ca. 3	„	„
	Skimmia japonica	ca. 3	„	„
	Ricinus communis	ca. 3	„	„
	Evodia rutaecarpa	3–4	„	„
Reihe XX Sapindales	*Sapindus mukurosi*	ca. 3	„	„
	Acer Sieboldianum	3–4	„	„

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körnergröße	Körnerform	Bemerkungen
	Acer sp.	ca. 3	rundlich	normal
	A. rufinerve	3–4	„	„
	A. saccharum	ca. 3	„	„
Reihe XXI Rhamnales	*Zizyphus vulgaris*	3–4	„	„
	Cissus japonica	3–5	„	„
	Vitis vinifera	2–3	„	„
Reihe XXII Malvales	*Tilia Miqueliana*	ca. 3	„	„
	Hibiscus syriacus	ca. 3	„	„
	H. rosa-sinensis	ca. 3	„	„
	H. japonicus	ca. 3	„	„
	H. mutabilis	3–4	„	„
	Malva sylvestris	ca. 3	„	„
	M. sp.	2–4	„	„
Reihe XXIII Parietales	*Camellia japonica*	3–4	„	„
	Thea sinensis	3–4	„	„
	Viola tricolor	3–4	„	„
	Caryca papaya	3–4	„	„
	Begonia Evansiana	3–4	„	„
	Ternstroemia mokof	3–4	„	„
Reihe XXIV Opuntiales	*Opuntia monoshona*	3–4	„	„
Reihe XXV Myrtiflorae	*Elaeagnus pungens*	3–4	„	„
	Oenothera odorata	ca. 3	„	„
	O. Lamarkiana	3–4	„	„
	Lagerstroemia indica	2–3	„	„
	Punica Granatum	2–3	„	„
	Lynthrum salicaria	2–3	„	„
Reihe XXVI Umberiflorae	*Fatsia japonica*	3–4	„	„
	Kalopanax ricinifolius	3–4	„	„
	Hedera Tobleri	3–5	„	fettreich, größere Körner hellgrün.
	Cornus controversa	3–4	„	normal
	Aralia cordata	3–4	„	„
	Aucuba japonica	3–4	„	„

II. Unterklasse Metachlamydeae

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körnergröße	Körnerform	Bemerkungen
Reihe I Ericales	*Pieris elliptica*	2–3	rundlich	normal
	P. japonica	2–3	„	„
	Rhododendron obtusum	2–3	„	„
	Rh. Hymenanthes	2–3	„	„
	Enkianthus cernuus	2–3	„	„
Reihe II Primulales	*Primula sinensis*	3–4	„	„
	P. veris	3–4	„	„
	P. malacoides	ca. 3	„	„
	P. officinalis	3–4	„	„
Reihe III Ebenales	*Diospyros Kaki*	3–4	„	„
Reihe IV Contortae	*Syringa alba*	ca. 3	„	„
	Nerium odorum	ca. 3	„	„
	Asclepias curassavica	ca. 3	„	„
Reihe V Tubiflorae	*Pharbitis Nil*	3–4	„	„
	Solanum tuberosum	ca. 3	„	„
	S. melongena	ca. 3	„	„
	Calystegia sepium	ca. 3	„	„
	C. soldanella	ca. 3	„	„
	Lycopersicum esculentum	ca. 3	„	„
Reihe VI Plantaginales	*Plantago major* var. *asiatica*	ca. 3	„	„
Reihe VII Rubiales	*Galium aparine*	ca. 3	„	„
	Sambucus sieboldiana	ca. 3	„	„
	Gardenia florida	2–3	„	„
	Lonicera Morrowii	ca. 3	„	„
Reihe VIII Companulatae	*Aster indicus*	ca. 3	„	„
	A. tataricus	ca. 3	„	„
	Dahlia variabilis	2–3	„	„
	Platycodon glaucum	3–4	„	„
	Luffa cylindrica	2–3	„	„
	Ligularia tussilaginea	ca. 3	„	„

Systematische Ordnung	Pflanzennamen	Körnergröße	Körnerform	Bemerkungen
	Chrysanthemum nipponicum	2–3	rundlich	normal
	Artemisia vulgaris	2–3	„	„
	Taraxacum albidum	3–4	„	„
	Helianthus annuus	2–3	„	„
	Petasites japonicus	3–5	„	„
	Senecio palmatus	3–4	„	„
	Cynara scolymus	ca. 3	„	„

Aus den obigen Resultaten kann man ohne weiteres den Schluß ziehen, daß die Chloroplasten von Blütenpflanzen, soweit ich untersucht habe, stets eine scheibenförmige Gestalt annehmen. Ferner zeigen die Messungsergebnisse des Chloroplastendurchmessers, daß die Chloroplasten

bei 193 Arten einen Durchmesser von ca. 4–6 μ haben
„ 65 „ „ „ „ „ 3–4 μ „
„ 4 „ „ „ „ „ 6–10 μ „

Also bei 193, wie MÖBIUS bei seinen Materialien zeigte, haben die Chloroplasten einen Durchmesser von ungefähr 5 μ. Somit können wir sagen, daß die Größe der Chloroplasten von Blütenpflanzen so fest bestimmt ist, daß sie den Eindruck erweckt, als komme ihr irgend eine bestimmte Bedeutung zu, obwohl hier nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, aus welchen Bedingungen heraus dies zustande kommt. Daß die Chloroplasten von Blütenpflanzen irgendeine körnige Substanz in ihrem Zentrum besitzen, wurde von CASPARY (1858) bei *Elodea canadensis*, von KIYOHARA (1926, 1930) bei *Hydrilla verticillata* und von ZIRKLE (1927) wieder bei *Elodea canadensis* beschrieben. Genauere Beobachtung zeigt ferner, daß die Stärkekörner stets in einem solchen Zentralgebilde, und zwar in der Peripherie desselben gebildet werden (Fig. 1, i). Wenn wir ein Stück des Rindegewebes von *Pilea viridissima* in 1–5% iger Silbernitratlösung einige Sekunden lang kochen, so werden die Chloroplasten durch das auftretende metallische Silber stark geschwärzt. Aber ihr Zentrum bleibt ganz ungefärbt. Aus dieser Tatsache geht klar hervor, daß das Zentrum der Chloroplasten im erwachsenen Stadium aus einer Substanz besteht, welche durch Osmiumsäure oder Silbernitratlösung nicht geschwärzt wird. Fig. 1, h stellt einen mit Silbernitratlösung behandelten Chloroplasten von *Pilea viridissima* dar. Um einerseits Klarheit über die Substanz zu gewinnen, welche durch Silbernitratlösung oder Osmiumsäure stark geschwärzt wird und andererseits Näheres

über die chemische Beschaffenheit der Chloroplasten zu erfahren, untersuchte ich mikrochemisch die Chloroplasten von *Pilea viridissima*. Wird ein Stück des Rindegewebes in 50–100% igem Alkohol vorbehandelt, so zeigen die Chloroplasten nicht mehr die oben geschilderte Schwärzung durch Behandlung mit Silbernitratlösung. Somit ist es klar, daß die betreffende Substanz der Chloroplasten im Alkohol löslich ist. Und überdies ist erwiesen, daß wir es hier nicht mit Lipoiden im engeren Sinne des Wortes zu tun haben, da sie weder auf Osmiumsäure noch auf Silbernitratlösung eine reduzierende Wirkung üben. Hier kann man vermuten, daß diese Substanz Fett sei. Es ist ja eine wohlbekannte Tatsache, daß Öltropfen als ein Sekret in Chloroplasten verschiedener Pflanzen auftreten. Nach MEYER (1920) sind die sehr jungen sowie die erwachsenen Chloroplasten von *Tropaeolum*, die durch Verdunkelung an der Assimilation hindert sind, frei von Sekrettropfen, in assimilierenden Blättern aber entsteht bald Fett. Dasselbe tritt in Chloroplasten der meisten Pflanzen als Tropfen auf, zeigt aber keine bestimmte Verbreitung innerhalb eines Chloroplasts. Überdies zeigen die Chloroplasten von *Vicia Faba*, *Hydrilla verticillata* und *Pilea viridissima* keine solche Farbenreaktion, wie sie für das Fett characteristisch ist: nämlich mit Sudan III werden die Chloroplasten genannter Pflanzen nicht rotgefärbt. Daß es sich bei der mit Osmiumsäure oder Silbernitratlösung geschwärzten Substanz der Chloroplasten nicht um Fett handelt, läßt sich dadurch vermuten, daß die Chloroplasten nach Behandlung mit heißem Wasser ihre reduzierende Wirkung auf Osmiumsäure oder Silbernitratlösung verlieren, da Fett bekanntlich in Wasser unlöslich ist. Da auch die farblosen Chloroplasten in jungen Zellen, wie unten ausführlich erwähnt werden soll, durch Osmierung ihre ringförmige Struktur zeigen, so ist es klar, daß die die Osmiumsäure reduzierende Substanz in den Chloroplasten kein Farbstoff ist, welcher in Chloroplasten vorkommt. Leider muß ich die genaue Natur dieser Substanz noch dahin gestellt sein lassen. Einstweilen sei nur darauf hingewiesen, daß LOEW seiner Zeit die Silbernitrat reduzierende Eigenschaft auf die Aldehydgruppen seines „lebenden Eiweiß" zurückgeführt hat. Jedenfalls ist es höchst interessant, daß die Chloroplasten ihre reduzierende Wirkung so leicht verlieren, wie die Tatsache zeigt, daß sie nach Behandlung mit heißem Wasser wie von LOEW und BOKORNY (1881) in ihren Materialien festgestellt wurde, nicht mehr durch Silbernitrat geschwärzt werden. LOEW (1881) fand, daß diese Silbernitrat reduzierende Wirkung, nur dann stattfindet, wenn das Material noch lebt. Dasselbe Verhältnis wurde auch von MOLISCH bei Chloroplasten nachgewiesen. Und eine ähnliche Tatsache wurde von YAMAHA (1925) bei der Osmiumsäure

reduzierenden Wirkung beschrieben. Ferner hat FUJII (1927), nachdem er in einem Vortrag (1926) darauf aufmerksam gemacht hatte, daß die Erforschung der Sterbevorgänge der lebenden Substanz oder des Protoplasmas uns wichtige Auskunft über die Entstehungsvorgänge der lebenden Substanz liefern könnten, da falls wir imstand gesetzt werden könnten den ganzen Verlauf der Sterbevorgänge der lebenden Substanz umzukehren, wir sicher aus leblosen Substanzen die lebenden bekommen würden, hervorgehoben, daß die reduzierende Wirkung eines Gewebsstückes auf Silbernitratlösung oder Osmiumsäure unter anderen ein Kennzeichen des lebenden Gewebes ist, welches beim Sterben des Gewebes sogleich verloren geht. Weiterhin unternahm ich die Lipoidfärbung nach SCHUMACHER (1925) mit den Chloroplasten von *Pilea viridissima*, um festzustellen, ob die Lipoide in den Chloroplasten entweder im freien oder gebundenen Zustand vorhanden seien. Nach SCHUMACHER können wir durch die Vorbehandlung mit verdünnter Salpetersäure alle saueren Zellinhaltsstoffe aus der Zelle entfernen, mit Ausnahme der Lipoide und Lipoproteide. Nachdem ich ein Stück Rindengewebe von *Pilea viridissima* in Kälte mit verdünnter Salpetersäure behandelt hatte, tauchte ich es in Viktoriablau, Gentianaviolett oder Nilblau, und dennoch wurden die Chloroplasten durch die genannten Farbstoffe blau oder violett. Daher konnten wir hier feststellen, daß in Chloroplasten der genannten Pflanze Lipoide vorhanden sind. Dann behandelte ich das Material mit absolutem Alkohol, und die Chloroplasten zeigten noch Färbbarkeit durch die oben erwähnten Farbstoffe. Ferner kochte ich das Gewebsstück im Äther einige Sekunden lang, aber auch hier wurden die Chloroplasten noch durch die Farbstoffe gefärbt. Aus dieser Tatsache geht klar hervor, daß die Lipoide in den Chloroplasten genannter Pflanze im Alkohol oder im Äther schwer löslich sind. Als ich zuletzt das Material in einem Gemisch von absolutem Alkohol und Äther einige Sekunden lang gekocht hatte, wurden erst die Lipoide aus der Zelle entfernt, und die Chloroplasten verloren ihre Färbbarkeit durch die oben genannten Farbstoffe. Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß die Lipoide in Chloroplasten nicht als Lipoproteide, die wir als Verbindung der Lipoidsäure mit basischem Eiweiß betrachten, sondern als freie Lipoide vorhanden sind und zwar in der Grundsubstanz der Chloroplasten homogen verteilt.

Nach dem Gesagtem ist von vornherein zu erwarten, daß die Chloroplasten im erwachsenen sowie im jungen Stadium eine ringförmige Struktur darbieten und daß sogenannte „osmiophile Plättchen", deren Vorkommen in pflanzlichen Zellen neuerdings (1928) von BOWEN berichtet wurde, nichts anderes als

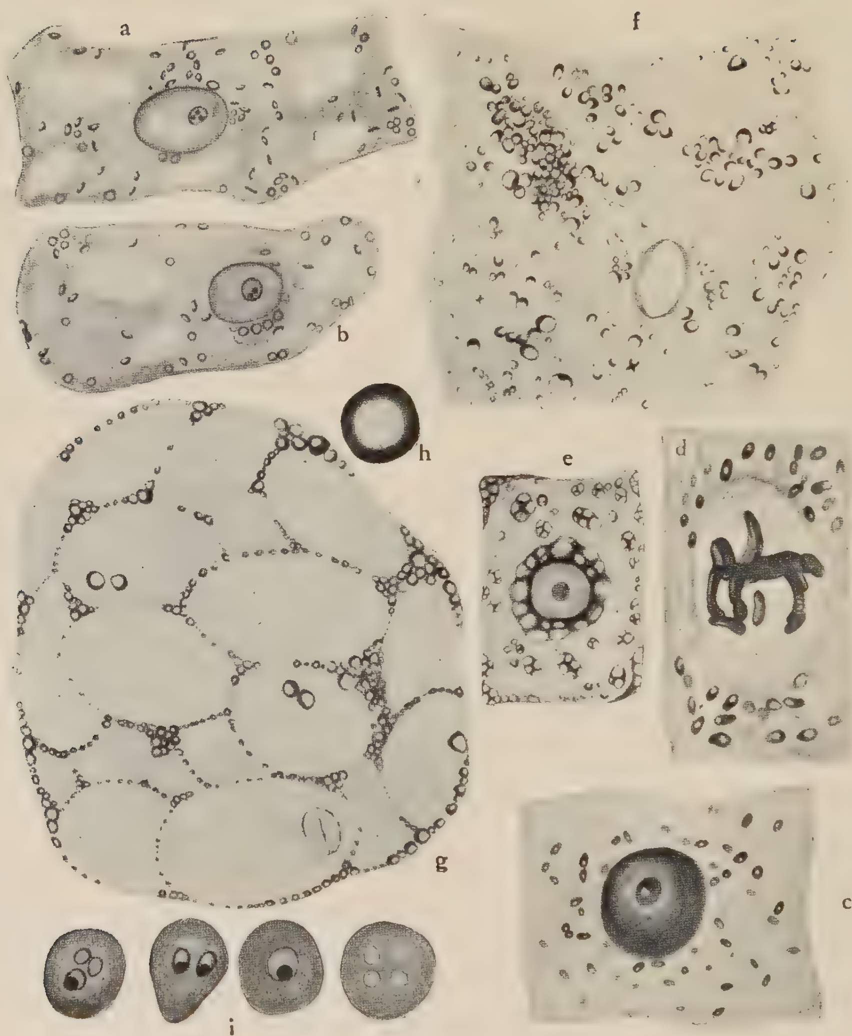


Fig. 1. a Eine Zelle aus der Stammspitze von *Hydrilla verticillata*, wo viele osmiophile Plättchen sichtbar sind. b Dieselbe von *Elodea canadensis*. c u. d Die Zellen aus der Stammspitze von *Hydrilla verticillata*, mit CARNOY'schem Tripel-Gemisch fixiert; viele scheibenförmige Chloroplasten sind sichtbar, obwohl ihre ringförmige Struktur nicht so schön hervortritt wie in a u. b. e Eine mit zahlreichen Stärkekörnern ausgefüllte Zelle aus der Wurzelspitze von *Vicia Faba*. f Eine junge Zelle aus der Kartoffelknolle, nach KOLATCHEV'scher Methode fixiert; zahlreiche Amyloplasten, deren Peripherie durch Osmierung stark geschwärzt ist, sind sichtbar. g Eine weiter entwickelte Zelle desselben Materials. h Ein mit Silbernitratlösung behandelter Chloroplast von *Pilea viridissima*. i Die Chloroplasten derselben Pflanze, in welchen die Zentralgebilde mit Stärkekörnern zu sehen sind.

ganz junge Chloroplasten seien. Es ist schon längst bekannt, und vor allem von MOLISCH (1918) und GEITLER (1922) hervorgehoben daß das Silbernitrat zur Chloroplastendarstellung gebraucht werden kann. Um nun festzustellen, daß die osmiophilen Plättchen BOWENS nichts anderes als die Chloroplasten sind, habe ich die Wurzelspitzen verschiedener Pflanzen z. B. *Vicia Faba*, von welcher BOWEN die eingehendste Beschreibung gab, *Hydrilla verticillata*, *Elodea canadensis* u. a. nach der KOLATCHEV'schen Fixierungsmethode untersucht, wobei ich immer wieder beobachtete, daß zahlreiche scheibenförmige hervortreten, deren Peripherie durch Osmiumsäureimprägnierung, wie es bei normalen Chloroplasten der Fall ist, stark geschwärzt wird, sodaß jene Gebilde wie sehr kleine Ringe aussehen, während sie nicht selten eine stäbchenförmige Profilansicht zeigen (Fig. 1, a u. b). Zwischen diesen typischen Scheiben treten hantelförmige hervor, worauf schon BOWEN besonders aufmerksam gemacht und vermutet hat, daß die betreffenden Gebilde durch Teilung sich vermehren. Nach meiner Beobachtung sind diese Gebilde kleiner in einer Zelle, wo sie sich zahlreich finden, als in einer solchen, woselbst verhältnismäßig wenig vorhanden sind. Aus diesem Größenverhältnis der Gebilde läßt sich leicht vermuten, daß sie, wie BOWEN meint, sich durch Teilung vermehren. In der Regel treten sie zerstreut im Zytoplasma hervor, und zwar niemals in Vakuolen noch im Spindelraum einer sich teilenden Zelle. Im Laufe des Mitosenvorgangs werden sie, ungefähr zu gleichen Teilen, allmählich in zwei Gruppen verteilt, indem sie die Tendenz aufweisen, sich an den Polen zu sammeln. Es ist hier bemerkenswert, daß sie kein solches Verhalten zeigen, welches an die eigentümliche Chondriokinese in tierischen Zellen erinnert. Jenes Verhalten der in Frage stehenden Gebilde stimmt mit demjenigen der jungen Chloroplasten, welches ich früher (1927) in der Stammspitze von *Hydrilla verticillata* festgestellt habe, völlig überein (Eig. 1, d). Daß die osmiophilen Plättchen während der Anaphase der Karyokinese in den Äquator der Spindel hineindringen und nach der Vollendung der Kernteilung ihre eigentliche Stellung in ruhender Zelle wiederherstellen, wurde von BOWEN beschrieben, auch bei meinen eigenen Untersuchungen betreffs der Chloroplasten, habe ich immer wieder dieselbe Tatsache beobachtet. Eine ähnliche Tatsache wurde schon von etlichen Autoren, z. B. KUWADA (1929) und SUGIURA (1928), bei Chloroplasten beobachtet. Dann untersuchte ich die Stammspitze von *Hydrilla verticillata* und *Elodea canadensis* nach derselben Methode. Hier war die ringförmige Struktur, welche für Chloroplasten charakteristisch ist, am schönsten nachweisbar. Fig. 1, a ist eine Zelle aus der Stammspitze von *Hydrilla verticillata* und Fig. 1, b zeigt

dieselben von *Elodea canadensis.* Vergleichen wir diese osmiophilen Plättchen oder meine ganz jungen Chloroplasten mit den Chloroplasten von *Hydrilla verticillata,* welche durch CARNOYS Tripel-Gemisch naturgetreu konserviert wurden, so sehen wir sofort, daß diese beiden eigentlich ein und dasselbe Gebilde sind, obwohl es durch die KOLATCHEV'sche Methode schöner als durch CARNOYS Tripel-Gemisch fixiert wird. Fig. 1, c zeigt eine Zelle aus der Stammspitze von *Hydrilla verticillata,* welche durch das CARNOY'sche Tripel-Gemisch fixiert wurde. Daß ihr Zentrum nicht aus Stärke, sondern aus irgendeiner Substanz besteht, welche durch Osmierung nicht geschwärzt wird, ist dadurch leicht nachweisbar, daß es beim Zusatz der Jod-jodkaliumlösung nicht gebläut wird. Hier beobachtete ich noch einmal die Wurzelspitze von *Vicia Faba,* welche nach der KOLATCHEV'schen Methode fixiert wurde. Dabei traf ich nicht selten solche Wurzeln, in welchen die ringförmigen Chloroplasten nicht mehr zu finden waren, dagegen waren die meisten Zellen mit zahlreichen Stärkekörnern ausgefüllt (Fig. 1, e). Je ferner die Zellen von der Peripherie der Wurzel nach innen liegen, desto kleiner werden die darin enthaltenen Stärkekörner. Infolgedessen treten die ringförmigen Chloroplasten am zahlreichsten in der Zone zwischen Rinde und Zentralzylinder auf, sowie in den Urmeristemzellen, wo die Stärkekörner noch nicht gebildet sind. Aus diesen Befunden kam ich zu dem Schlusse, daß die sogenannten osmiophilen Plättchen die Amyloplasten sind. Zum weiteren Beweis dieses Schlusses habe ich eine sehr kleinen Kartoffelknolle nach derselben Methode untersucht. In den ganz jungen Zellen sind zahlreiche Amyloplasten mit kleinen rundlichen Stärkekörnern schon im Zytoplasma nachweisbar. Die Chloroplastensubstanz, welche die Stärkekörner umhüllt, wird auch hier durch Einwirkung der Osmiumsäure stark geschwärzt (Fig. 1, f u. g). Es ist hier bemerkenswert, daß außer diesen Amyloplasten kein Gebilde in den Zellen der Kartoffelknollen vorhanden ist, welches an die osmiophilen Plättchen erinnert. Durch diese Untersuchungen ist somit festgestellt, daß die Chloroplasten im erwachsenen sowie im ganz jungen Stadium eine ringförmige Struktur darbieten, und daß BOWENS sogenannte osmiophile Plättchen, wie erwartet, nichts anderes als die ganz jungen Chloroplasten sind. Quellungserscheinung der Chloroplasten wurde bereits von PRINGSHEIM (1881) beschrieben und wird durch die Existenz der Zentralvakuole in ihnen erklärt. Aber nach dem Obenerwähnten kann kein Zweifel bestehen, daß die soeben erwähnte Aufquellung der Chloroplasten in Wasser nicht auf die Existenz der Zentralvakuole in ihnen, sondern eher auf die quellende Natur der Zentralgebilde zurückzuführen ist, welche durch Be-

handlung mit Silbernitrat oder Osmiumsäure nicht geschwärzt wird. Ferner erweckt uns die Tatsache, daß zwei Chloroplasten im fließenden Zytoplasma niemals zusammenfließen, sondern ihre Individualität festhalten, selbst wenn sie mit einander in Berührung gebracht werden, den Eindruck, als ob sie eine feste Membran besitzen, wie bisher von vielen Autoren z. B. NÄGELI (1853), TSCHIRCH (1883) u. a. vorgeschlagen wurde. Aber ist es klar, daß die soeben erwähnte Tatsache nicht immer ein sicherer Beweis dafür ist, daß sie eine feste Membran besitzen. Ferner läßt sich keine solche Erscheinung beobachten, welche an die Plasmolyse erinnert, selbst unter der entwässernden Einwirkung

a, Farblose Grundmasse des Chloroplasts.

b, Der mit Farbstoffen gefärbte Anteil desselben.

c, Die Silbernitrat sowie Osmiumsäure reduzierende Substanz.

d, Zentralgebilde.

e, Stärkekorn.

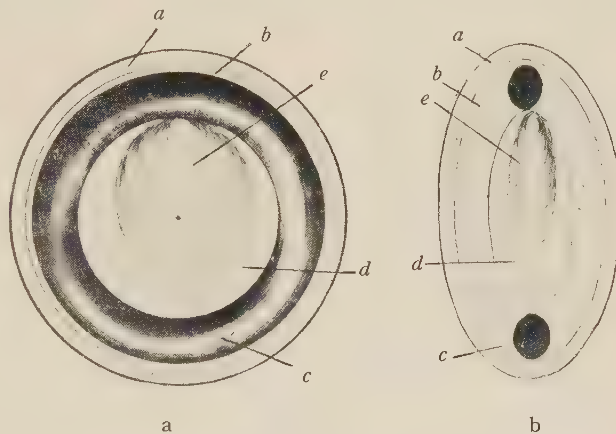


Fig. 2. Struktur des Chloroplasts. a Flächenansicht. b Querschnitt.

der Salzlösung. Jedenfalls können wir keinen erheblichen Grund, weder bei Hellfeldbeleuchtung noch bei Dunkelfeldbeleuchtung, auffinden, welcher die Anwesenheit einer Membran an ihrer Oberfläche zeigt, geschweige denn bei fixierten und gefärbten Materialien. Es sei noch betreffs ihrer Struktur, hinzugefügt, daß die Farbstoffe nicht homogen in der ganzen Grundmasse der Chloroplasten, sondern in einem bestimmten Teil desselben sich verteilen, wie es in Fig. 2 schematisch gezeigt wird; infolgedessen läßt der Chloroplast, von oben gesehen, eine ziemlich dichte ungefärbte Peripherie beobachten, welche bis heute von manchen Autoren, wie es scheint, fälschlich für ihre Membran gehalten wurde. In Wirklichkeit habe ich nicht selten bei *Hydrilla verticillata* einen solchen beobachtet, wie in Fig. 3 gezeigt wird, bei welchem der mit Farbstoff grüngefärbte Teil des Chloroplasts erheblich kleiner als bei dem normalen

ist; infolgedessen ist die farblose Grundmasse des Chloroplasts bis zum Rand am deutlichsten nachweisbar. Die Meinung von PRIESTLEY und IRVING (1907), wonach die Farbstoffe der Chloroplasten nur in den äußersten Anteilen derselben lokalisiert sind, muß hier etwas modifiziert werden. Auf Grund dieser Beobachtungen wird ein schematisches Bild betreffs ihrer Struktur gebaut werden müssen, wie es in Fig. 2 zu sehen ist. Außerdem können wir in Übereinstimmung mit LEPESCHKIN und KÜSTER leicht annehmen, daß die Chloroplasten flüssig sind oder wenigstens in einem gewissen Zustande so sein können, wenn wir einmal bedenken, daß sie bei Zweiteilung sehr langgestreckt werden, wie es von KIYOHARA (1926) und von BOWEN (1928) bei ihren Materialien hervorgehoben wurde, und daß sie bei ihrer Lageveränderung, wie bekannt, eine amoeboide Bewegung darbieten.[1)] Wenn wir ferner die Tatsache in betracht ziehen, daß die Chloroplasten eine Individualität haben, müssen wir uns zuerst darüber vergewissern, in wieweit die Individualität der Chloroplasten Tragweite beansprucht. Anders ausgedrückt, müssen wir über die Rolle der Chloroplasten als ein Zentrum der chemischen Aktivität des Protoplasmas genügendes Verständnis gewinnen. In dieser Hinsicht habe ich eine monographische Arbeit betreffs der Stärkekörner unternommen, welche, obwohl nicht ununterbrochen, von 1925 bis 1930 dauerte. Es wurden *in toto* 300 Pflanzen untersucht. Da sich meine Resultate dabei mit denen von anderen Autoren z. B. REICHERT (1921), NÄGELI (1885) u. a. im wesentlichen in Übereinstimmung befinden, ist es aus räumlichen Gründen geboten, nur etliche Beispiele aus den von mir untersuchten Materialien heranzuziehen, um meine eigenen Erfahrungen sowie die bisher bekannt gewordenen Tatsachen betreffs der Stärkekörner zusammenzufassen.



Fig. 3. Lokalisation der Farbstoffe in einem Chloroplast.

Die Untersuchungsergebnisse lehren uns, daß kein Fall bei allen von mir beobachteten Materialien sich fand, in welchen nicht ein einziges Stärkekörnchen gefunden worden wäre, welches aus wenigen Teilkörnern zusammengesetzt ist. Dies legt uns die Vermutung nahe, daß die Chloroplasten derselben

1) Hierfür spricht auch die Tatsache, daß nur die jungen Chloroplasten in der Blattbasis bei ihrer Verlagerung die amoeboide Bewegung zeigen. Vergl. auch die Abschnitte V, VI. u. VII, wo die Deformierung der Chloroplasten durch Fixierung erörtert wird.

Pflanzen verschiedene Kategorien der Stärkekörnerform darin zu bilden vermögen. Anders ausgedrückt ist die Ursache, welche dieser Erscheinung zugrunde liegt, nicht auf die Chloroplastenstruktur oder sonstige Eingenschaften derselben an sich, zurückzuführen. Wie bei der Zusammengesetzheit der Stärkekörner, so auch bei den sonstigen Eigenschaften derselben z. B. Größe, Exzentrizität, Form, u. a. besitzt diese Regel allgemeine Gültigkeit. Obwohl dies niemand bis heute so stark hervorgehoben hat, scheinen mir diese Befunde deshalb sehr wichtig zu sein, weil sie zeigen, in welcher Weise Stärkebildung mit den Stärkebildnern verbunden ist. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß in verschiedenen Teilen eines Pflanzenkörpers verschiedene Kategorien der Stärkekörner hervortreten. Auf Grund dieser Beobachtungen halten wir es für möglich die Schlußfolgerung zu ziehen, daß die Chloroplasten, wenn sie mit strenger Individualität von Zelle zu Zelle übergeführt werden, nur als ein solches Zellorgan sich erweisen, welches erst unter der Herrschaft des Zellkernes die Stärkekörner bestimmer Gestalt darin bilden kann.

Um einen weiteren Beweis dafür zu erbringen, daß die Chloroplasten bei der Stärkebildung mit dem Zellkern dicht verbunden sind, habe ich ferner Kreuzungsversuche zwischen zwei Kulturformen von *Pisum sativum* vorgenommen, welche betreffs ihrer Stärkekörnermorphologie von einander weit abweichen. Die als Versuchsmaterialien von mir verwendeten *Pisum*-Rassen, was die Stärkekörnerform in Keimblättern anbetrifft, sind sehr ähnlich wie dieselben von DARBISHIRE. In Keimblättern einer der Eltern lassen sich normal gestaltete (Fig. 4, a), in anderen hingegen ganz eigentümliche Stärkekörner beobachten (Fig. 4, b), welch letztere in uns augenblicklich den Eindruck erwecken, als ob sie zusammengesetzte Stärkekörner seien, und so wurden sie denn auch bis heute von GREGOIRE sowie von DARBISHIRE als solche beschrieben. Nach genauerer Untersuchung konnte ich konstatieren, daß sie niemals dasjenige sind, als was sie die obengenannten Autoren ansahen; aber einstweilen möchte ich sie, der Einfachheit halber, als zusammengesetzte bezeichnen, da es hier nicht ein wichtiges Problem ist, ob die in Frage stehenden Stärkekörner zusammengesetzte sind oder nicht.

Beobachten wir Stärkekörner in F_1-Pflanzen, so sehen wir sofort, daß die einfachen über die zusammengesetzten dominieren. Dieser Befund scheint mir am deutlichsten die Eigenschaften der Chloroplasten als Stärkebildner zu zeigen. Die Chloroplasten vermögen nämlich erst unter der Herrschaft des Zellkernes die Stärkekörner bestimmter Gestalt darin zu bilden, und zwar kann weder Farb-

stoff noch Stärke darin gebildet werden, ohne daß die Chloroplasten von Zelle zu Zelle, von Generation zu Generation, ganz unabhängig vom Zellkern übergeführt werden. In Wirklichkeit kennen wir viele Beispiele, in welchen die Pflanzen,

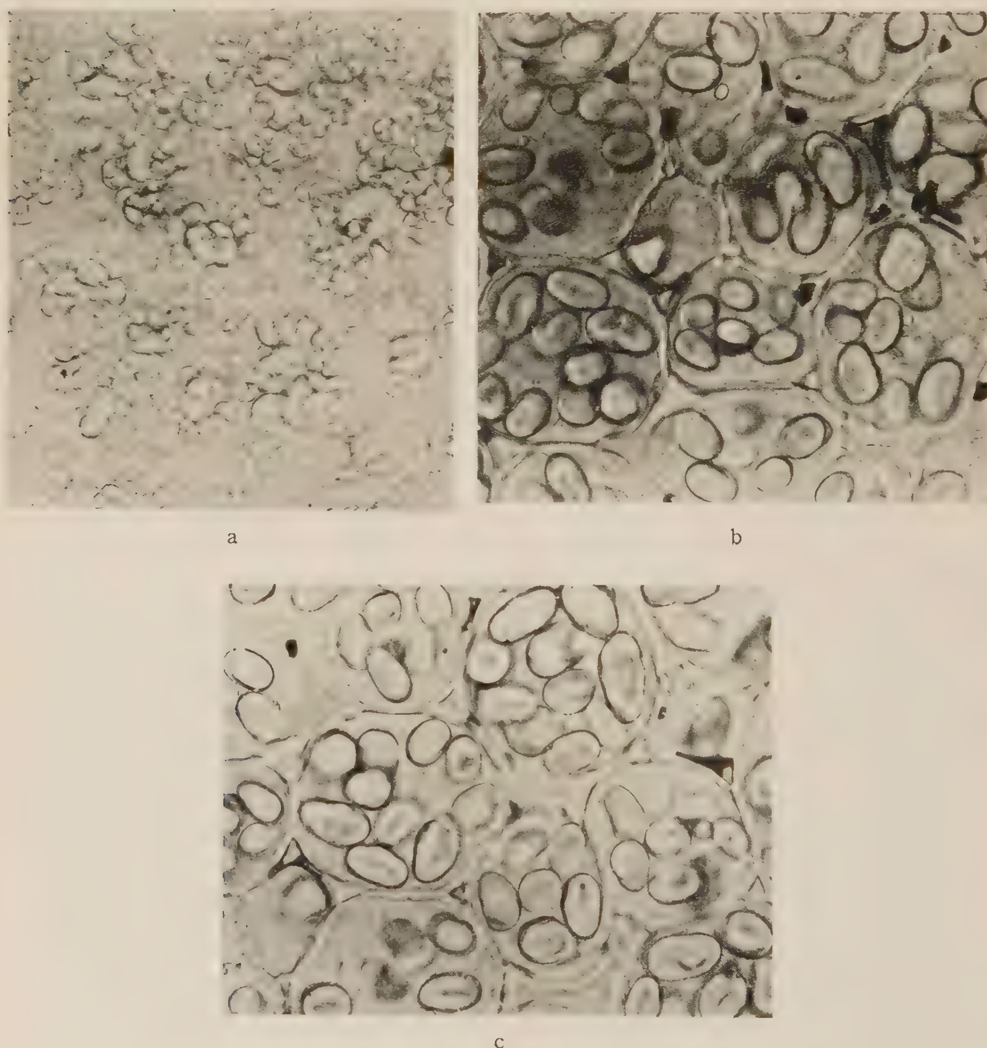


Fig. 4. Stärkekörnerform in Keimblättern von *Pisum sativum.*

welche von ihren Eltern normale Chloroplasten nicht erhalten haben, kurz nach der Keimung des Samens absterben. Ferner bestärkt mich die Tatsache, daß die Pflanzenfarbe nicht selten nicht nach der MENDEL'schen Regel vererbt wird,

in meiner oben erwähnten Ansicht, daß die Chloroplasten ein ganz anderes Verhalten zeigen, als es beim Zellkern der Fall zu sein pflegt. Auf Grund dieser Untersuchungen können wir uns die Sache so vorstellen, daß die Chloroplasten, obwohl sie gegenwärtig ein vollkommen ausgebildetes Organ sind, phylogenetisch ihren Ursprung im Zytoplasma nahmen und zwar während der langen phylogenetischen Entwicklung ihre Individualität in der Richtung gewonnen haben, daß weder Stärke noch Farbstoff gebildet werden können, ohne daß die Zelle in den Chloroplasten ganz unabhängig vom Zellkern nachfolgt. Besonderes Interesse erheischt hier die mikrochemische Untersuchung betreffs der Beziehung zwischen Chloroplasten und Zellkern, da wir imstande sind, die Sache in der Weise zu erklären, daß die Kernsubstanz während der Entwicklung der Chloroplasten vom Zellkern ausgehend in ihnen konserviert wird. In Wirklichkeit sehen wir uns veranlaßt, einmal dies zu vermuten, wenn wir einmal bedenken, daß die Chloroplasten, wie es später ausführlich dargelegt werden soll, morphologische Kontinuität durch den ganzen Lebenskreis aufweisen und zwar, daß die Form der darin gebildeten Stärkekörner nach der MENDEL'schen Regel vererbt wird. Die chromidiale Theorie, welche von HERTWIG, DERSCHAU u. a. vorgeschlagen wurde, ist offenbar eine derjenigen, welche mit obiger Annahme auf einer Stufe stehen. Hier habe ich die nucleale Reaktion nach FEULGEN an *Hydrilla*-Blättern unternommen. Die Blätter wurden in Fuchsinschwefeligesäure getaucht, nachdem sie vorher mit Normallösung von Salzsäure behandelt waren. Aber die Untersuchungsergebnisse zeigten, daß die Thimusnucleinsäure in Chloroplasten nicht vorhanden ist. Daß die Form der Stärkekörner sich nach der MENDEL'schen Regel spaltet, beruht nicht in der Tatsache, daß die Stärkebildner vom Zellkern abstammen, sondern, daß sie ihren Ursprung phylogenetisch im Zytoplasma nehmen.

III. Beobachtungen über die Chloroplastenteilung von *Hydrilla verticillata*

Die heutigen Fortschritte der Zytologie müssen wir der Mikrotechnik verdanken, mit Hilfe deren Van BENEDEN, STRASBURGER, SCHNEIDER, FLEMMING u. a. die Grundlage derselben aufgebaut haben. Aber seit der Entdeckung der Mikrodissektionsmethode hat bekanntlich eine neue Periode auf dem zytologischen Gebiet eingesetzt, die bis heute mittelst der Mikrotechnik aufgefundenen oder als festgestellt betrachteten Erscheinungen ferner durch Lebendbeobachtung zu bestätigen und zu erweitern. Die Beobachtung der Chondriosomen

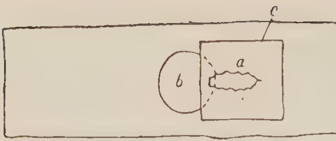


Fig. 5. *a*, Abgetrenntes Blatt. *b*, Mit Wasser gefüllter, hohlgeschliffener Teil des Objektträgers. *c*, Dekglas.

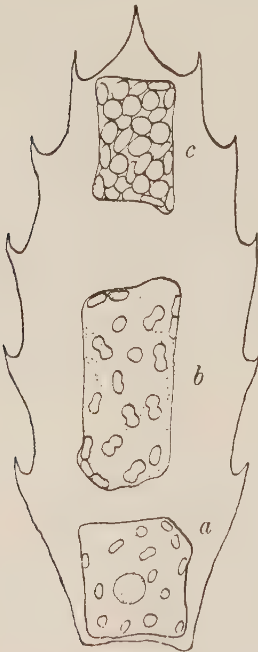


Fig. 6. Drei Teile des wachsenden Blattes, mit je verschieden gestalteten Chloroplasten. *a*, Basalteil des Blattes, *b*, Mittelteil des Blattes, *c*, Vorderteil des Blattes.

in tierischen Zellen *in vitro* von LEWIS, M. R. u. LEWIS, W. H. (1915) mit Hilfe der Gewebezüchtung veranlaßte mich den Vermehrungsmodus der Chloroplasten im lebenden Zustand festzustellen. In Bezug auf die Entwicklung und den Vermehrungsmodus der Chloroplasten, liegt, wie in der Einleitung schon erwähnt, bereits eine stattliche Reihe von Arbeiten verschiedener Autoren vor. Besonders bei Kryptogamen wurden sie recht eingehend untersucht z. B. bei *Selaginella* von HABERLANDT (1882, 1905), bei *Anthoceros* von SCHERRER (1915), STRASBURGER (1880) und NĚMEC (1910), bei Laubmoosen von HEITZ (1922, 1925), bei Algen von SCHMITZ (1882) u. a. Auf Grund dieser Arbeiten kann kein Zweifel bestehen, daß bei Kryptogamen die Zweiteilung der einzige Vermehrungsmodus der Chloroplasten ist. So war bis Anfang unseres Jahrhunderts der Satz bei Kryptogamen sowie bei Phanerogamen als allgemein richtig angenommen, daß die Chloroplasten sich ebensowie der Zellkern nur durch Teilung vermehren, und niemals *de novo* entstehen können. Jedoch waren die Bemühungen verschiedener Forscher ganz erfolglos, welche ein gemeinsames Gesetz über den Vermehrungsmodus der Chloroplasten bei Kryptogamen und Phanerogamen zu finden suchten, welches auf der direkten



Fig. 7. Vorgang der Chloroplastenteilung in lebender Zelle. Die Teilungszone des farblosen Stromas ist sichtbar. Jeder Korn hat ein kleines stark lichtbrechendes Gebilde.

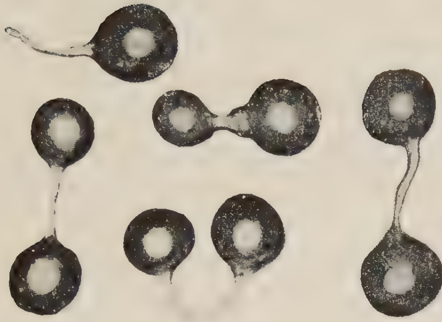


Fig. 8. Letztes Stadium der Chloroplastenteilung, wie welches seltener gefunden wird, wo ein lang verschobener Stromastrang zwischen zwei Tochterkörner zu sehen ist.

Beobachtung begründet ist. Dazu lassen die übereinstimmenden Untersuchungsergebnisse, welche in der täglich anschwellenden Literatur erschienen sind, uns leicht vermuten, daß die Chloroplasten nicht aus denselben durch Teilung sich vermehren, sondern aus Chondriosomen entstehen. Unter diesen Umständen wissen wir, was den Vermehrungsmodus derselben anbetrifft, noch nichts ausschlaggebendes. Die zusammengefaßten Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen, wurden schon i. J. 1926 im Bot. Mag. (Tokyo) ausführlich mitgeteilt.

Ein sorgfältig getrenntes Blatt von *Hydrilla verticillata* wird unter dem Deckglas längere Zeit in Leitungswasser frisch erhalten. Hierdurch werden wir in den Stand gesetzt das Verhalten der im Plasmastrom fließenden lebenden Chloroplasten in einer Zelle unmittelbar unter dem Mikroskope zu beobachten.

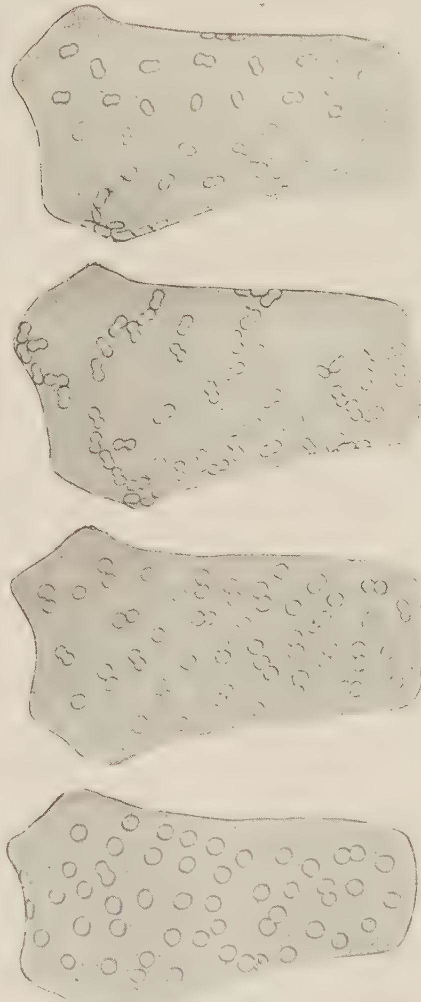


Fig. 9. Aufeinanderfolgende Stadien der Chloroplastenteilung.

Wenn ein rundlicher Chloroplast eine bestimmte Größe erreicht hat, tritt

1) Näheres hierüber s. Bot. Mag. Tokyo, Bd. 40, 1926.

er in seinen ersten Vermehrungsprozeß ein. Zuerst nimmt er eine ellipsenförmige Gestalt an, dann erfährt er an dem Querdurchmesser eine unbedeutende Furche. So geht der Teilungsprozeß weiter, die Furche dringt tiefer ein, und zuletzt wird der Chloroplast ganz hantelförmig (Fig. 7 u. 9). Dieser Zustand dauert eine Weile fort, und plötzlich teilt er sich im Plasmastrom in zwei Teile. Zwischen diesen zwei Teilkörnern ist eine ganz schmale Brücke von Stromasubstanz nachzuweisen (Fig. 7 u. 8).

Nicht selten findet man einen lang ausgezogenen Stromastrang zwischen zwei Tochterkörnern, der zuletzt durch die weitere Verschiebung der Tochterkörner und Zwirnung reißt (Fig. 8). Es ist beachtenswert, daß das letzte Stadium der Teilung, soweit ich untersucht habe, in der Nacht beobachtet wird. Somit dürfen wir nunmehr folgern, daß der Vermehrungsmodus der Chloroplasten, welcher bereits bei den Kryptogamen festgestellt worden ist, wie zu Eingang

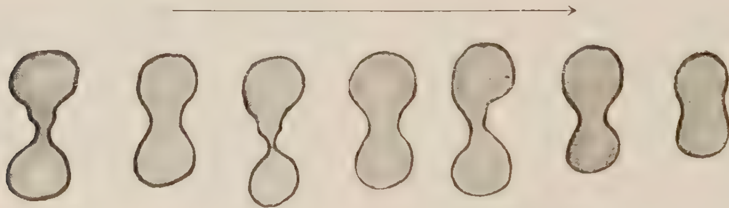


Fig. **10.** Die verzögerte Chloroplastenteilung.

dieses Abschnittes erwähnt, jetzt, auch bei einer Blütenpflanze durch direkte Beobachtung nachgewiesen ist. Im nächsten Jahre nach meiner Feststellung wurde eine ähnliche Tatsache von KASSMANN (1928) beobachtet.[1] Aber er kam zu der Annahme, daß die von ihm bei *Cabomba* beobachteten hantelförmigen Chloroplasten, aller Wahrscheinlichkeit nach, nur als eine abnorme Furchungsform anzusehen seien, nachdem er die Tatsache beobachtet hat, daß sie während der Dauerbeobachtung nicht selten ihre normale Gestalt wiederherstellen. Auch bei weiteren Untersuchungen mit *Hydrilla*-Blättern, läßt sich dieselbe Tatsache nicht selten beobachten; aber ich gelangte zu dem Schluß, daß sie eher als eine unvollkommene oder verzögerte Teilung derselben anzusehen sind, welche neben der normalen Teilung unter irgend einer ungünstigen Bedingung vereinzelt zustande kommt (Fig. 10).

In Übereinstimmung[2] mit meiner Feststellung hat GUILLIERMOND (1927) die

1) Vergl. die Abbildungen KASSMANNs, 1928.
2) Vergl. die Abbildungen GUILLIERMONDs, 1927.

Zweiteilung der Chloroplasten bei *Elodea canadensis* festgestellt. Die Tatsache, daß das letzte Stadium der Chloroplastenteilung von *Hydrilla verticillata*, soweit ich untersucht habe, in der Regel in der Nacht beobachtet wurde, erweckt mir den Anschein, als ob die Zweiteilung derselben alsdann geschieht, wenn die Assimilaten in der Nacht ausgeschaltet wurde. Hier erinnern wir uns der Befunde von KÜSTER (1910), daß durch Dunkelkultur sowie durch plasmolysierende Einwirkung der Salzlösung unvollkommene Teilung der Chloroplasten bei *Elodea canadensis* bewirkt werden kann. Ferner spricht hierfür die Arbeit von HEITZ (1922), wonach die Zweiteilung der Chloroplasten von *Polythricum commune* alsdann auffallender beschleunigt wird, wenn die Assimilation bei Zuckerzugabe stark gehemmt wird, obwohl Versuche mir leider nicht glückten, um seine Resultate bei *Hydrilla*-Blättern experimentell zu bestätigen. STONE (1932) hat bei seinen Untersuchungen über *Solanum tuberosum* darauf hingedeutet, daß die Chloroplasten, was die fixierten Bilder anbetrifft, in einer Zelle dieselbe Teilungsstufe darbieten. STONES Angaben stimmen also mit meinen eigenen an lebenden Zellen gut überein. Ferner zeigte er, daß bei in der Nacht fixierten Materialien die Teilungsfiguren derselben häufiger in die Augen fallen. Auf Grund dieser verschiedenen Tatsachen bleibt nicht der geringste Zweifel übrig, daß die Chloroplastenteilung mit der Assimilation mittelbar oder unmittelbar in nahem Zusammenhang steht.

IV. Die chondriosomenartigen Gebilde in lebenden Zellen

Es werden in diesem Abschnitt einige Untersuchungsergebnisse über die lebenden Chondriosomen von *Hydrilla verticillata*, und *Tulipa gesneriana* mitgeteilt. Das Vorhandensein von Chondriosomen in lebenden Zellen wird heute im allgemeinen als zweifellos angenommen. Neuerdings hat GUILLIERMOND (1927) besonders gut die in *Elodea*-Blättern befindlichen Chondrisomen untersucht und abgebildet. Auch im fließenden Zytoplasma von *Hydrilla*-Blättern lassen sich zahlreiche kleine kugelige oder etwas fädiggestreckte Gebilde beobachten, deren Umriß so schön auftritt, daß er uns leicht an den von Chromosomen erinnert. Obendrein werden die hier beobachteten Chondriosomen dadurch gekennzeichnet, daß sie nicht nur farblos sind, sondern auch im Vergleich mit den normalen Chloroplasten sehr viel schwächeres Lichtbrechungsvermögen besitzen. Nach den Abbildungen und der Beschreibung GUILLIERMONDS betreffs der Chondriosomen von *Elodea canadensis* urteilend,

scheint man berechtigt zu sein, die hier bei *Hydrilla*-Blättern beobachteten als Chondriosomen zu bezeichnen, da auch sonstige Eigenschaften derselben mit denen von Chondriosomen GUILLIERTMONDs völlig übereinstimmen. Daher möchte ich sie einstweilen im folgenden, der Einfachheit halber, als Chondriosomen benennen. In alten Zellen der Blattspitze sowie in denselben eines ausgewachsenen Blattes lassen sich nur kleine Kügelchen nachweisen, welche, wie es bei normalen Chloroplasten der Fall gewesen ist, im Zytoplasma stillstehen, da hier die in jüngeren Zellen beobachtete Zytoplasmaströmung nicht mehr sichtbar ist (Fig. 11). Verfolgen wir die Zellen von der Spitze nach der Basis desselben Blattes abwärts, so finden wir, daß in etwas jüngeren Zellen neben den obengenannten Kügelchen zahlreiche Stäbchen oder fadenförmiggestreckte Gebilde hervortreten, welch letztere sich im fließenden Zytoplasma hin und her schlängelnd bewegen. Es ist von hohem Interesse hier zu erwähnen, daß diese während der Dauerbeobachtung eine unaufhörliche Formveränderung erfahren (Fig. 13 und 14). LÖWISCHIN gelangte zu der Vermutung, daß die Chondriosomen eine körnige Substanz seien, welche als Folge der stetigen Stoffwechsel im Zytoplasma zustande kommt, nachdem er die Tatsache festgestellt hatte, daß nach der langen Kultur die Chondriosomen bei allen von ihm untersuchten

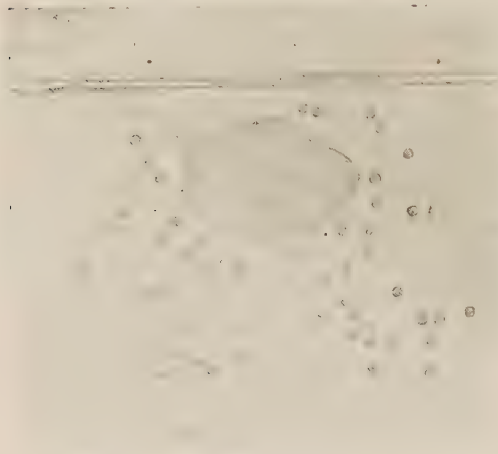


Fig. 11. Ein Teil einer älteren Zelle.

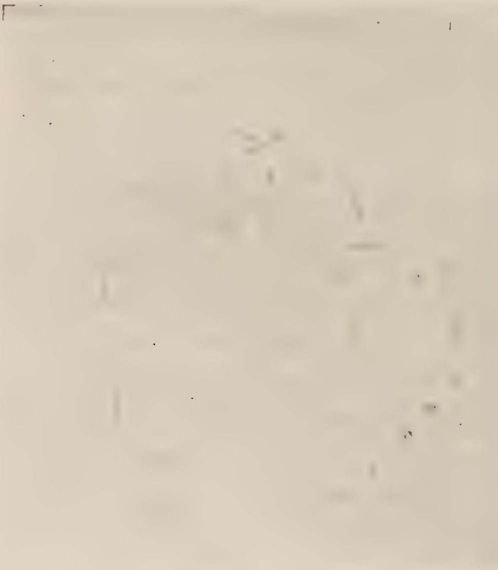


Fig. 12. Derselbe einer jungeren Zelle.

Pflanzen mit Ausnahme von *Elodea canadensis* unter gewissen physiologischen Bedingungen verschwinden. Aber bei *Hydrilla verticillata* wurde niemals der Fall gefunden, daß die Chondriosomen während langer Beobachtung im Zytoplasma verschwinden oder in der Grundsubstanz des Zytoplasmas wieder zum Vorschein kommen. Infolgedessen bleibt nicht der geringste Zweifel übrig, daß die in *Hydrilla*-Blättern zu beobachtenden Gebilde keine solchen Stoffwechselprodukte sind, wie LÖWISCHIN bei seinen Materialien festgestellt hat. Genauere Beobachtung lehrt uns ferner, daß neben den obenerwähnten Kügelchen manche kettenartig mit einander verklebte Kügelchen oder Hanteln hervortreten, welche im Vergleich mit den Kügelchen unregelmäßigere Konturen darbieten (Fig. 12). Dazu ist es bemerkenswert, daß die obigen Hanteln während der Beobachtung häufig eine solche Zweiteilung erfahren, wie GUILLIERMOND schon bei *Elodea*-Blättern gezeigt hat, indem sie bald gerade, bald gekrümmt werden und, wie in Fig. 13 gezeigt, sich zuletzt in zwei teilen. Auf Grund dieser Beobachtungen können wir ohne weiteres den Schluß ziehen, daß die Chondriosomen, wie es bei normalen Chloroplasten der Fall gewesen war, sich durch Teilung vermehren, und daß die oben erwähnten Ketten als solche Gebilde zu betrachten sein dürften, welche durch Wiederholung der unvorkommenen Teilung derselben zustande kommen. Sehr beachtenswert ist nun die Tatsache, daß die obigen Stäbchen, Fäden oder die Ketten im Vergleich mit den daneben liegenden Kügelchen beträchtlich größer sind, weil dies zeigt, daß sie vielleicht Mutterkörner sein, aus welchen die Kügelchen durch aufeinanderfolgende Zweiteilung gebildet wurden. In Wirklichkeit fehlt es nicht an Fällen, wo die Fäden oder Ketten während der Dauerbeobachtung an Stelle der Einschnürung in zwei ungleichgroße Teile zerrissen werden. Ferner erweisen sich in jüngeren Zellen der Blattbasis die in Frage stehenden auffallend größer als in der etwas entwickelten Zelle, in welcher die Ketten und Kügelchen nebeneinander liegen. Der Umriß sowie das Lichtbrechungsvermögen der in Frage stehenden Gebilde erinnern uns leicht an diejenigen farbloser Chloroplasten, z. B. Amyloplasten, Leucoplasten oder farblos gewordener Chloroplasten, welche durch



Fig. **13**. Zweiteilung der sogenannten Chondriosomen.



Fig. **14**. Formveränderung derselben innerhalb einer Minute.

parasitische Pilze oder Insektenfraß u. a. zustande kommen. Es sei noch hinzugefügt, daß die Größe der Gebilde in etwas entwickelter Zelle eines noch wachsenden Blattes am kleinsten ist. Dies läßt uns leicht vermuten, daß sie sich dort intensiv durch Teilung vermehren. Infolgedessen nimmt ihre Größe in älterer Zelle ein wenig zu, ohne sich weiter zu vermehren. Bei stärkerer Beleuchtung unter dem Mikroskope wandern die hellgrüngefärbten Chloroplasten in einer jungen Zelle der Blattbasis langsam zu der Seitenwand der Zelle, indem sie die Tendenz aufweisen, ihre Gestalt etwas zu verlängern, während diejenigen in der Mitte derselben Zelle stillstehen. Auf Grund der hier von mir erhaltenen Ergebnisse, können wir darauf schließen, daß die oben, der Einfachheit halber, als Chondriosomen bezeichneten Gebilde allem Anschein nach nichts anderes als die zugrunde gehenden Chloroplasten sind, welche schon ihre Farbstoffbildungsfähigkeit sowie ihre Empfindlichkeit gegen Lichtstrahlen verloren haben. Hierfür sprechen die Befunde von LIEBALDT (1910) und HABERLANDT (1910), wonach die zugrunde gehenden Chloroplasten Ketten bilden, ohne normale Zweiteilung zu erfahren. Es verdient hier besonders hervorgehoben zu werden, daß in Meristemzellen der Blattbasis sowie der Blattanlagen, welche durch die KOLATCHEV'sche Methode fixiert wurden, keine solche Gebilde auftreten, welche den in den älteren Zellen befindlichen Chondriosomen entsprechen, trotzdem bei KOLATCHEV's Methode das CHAMPY'sche Gemisch zur Anwendung gebracht wird. Hierin glaube ich einen sicheren Beweis dafür gefunden zu haben, daß die sogenannten Chondriosomen, welche in lebenden Zellen sich beobachten lassen, nichts anderes als die zugrunde gehenden Chloroplasten sind. Von diesem Standpunkt aus habe ich ferner einige Beobachtungen betreffs der Epidermiszellen von *Tulipa gesneriana* vorgenommen. Es ist schon längst bekannt, daß in den Epidermiszellen der meisten Pflanzen die Chloroplasten entweder gar nicht oder in geringerer Zahl vorkommen. Die meisten Forscher, welche den chondriosomalen Ursprung der Chloroplasten behaupten, glauben im allgemeinen, daß in den Epidermiszellen der Blütenpflanzen die Chloroplasten entweder in Form von Chondriosomen, aus welchen sie unter günstigen Umständen in Chloroplasten umgewandelt werden können, oder als unvollständig entwickelte Chloroplasten sich befinden. Wenn wir aber einmal bedenken, daß die Epidermiszelle

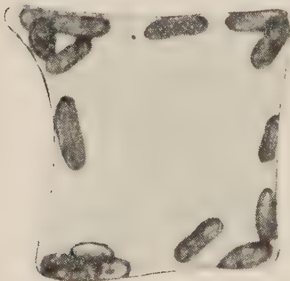


Fig. 15. Eine Zelle aus der Blattbasis.

eines ausgewachsenen Blattes nicht als eine unentwickelt bleibende, sondern als eine ausdifferenzierte Zelle sich erweist, können wir uns leicht davon überzeugen, daß es unwahrscheinlich sei, daß nur die Chloroplasten in einer alten Zelle auf einer solchen Vorstufe stehen, wie es in den meristematischen Zellen im allgemeinen gesehen wird, da wir wissen, daß die Chloroplasten ein Bestandteil des Zytoplasmas sind, welcher durch Differenzierung phylogenetisch aus Zytoplasma gebildet wurde. Beobachtungen wurden bei lebenden sowie bei fixierten Materialien ausgeführt. Zuerst habe ich die Epidermiszellen eines Petaloides vom gelben Tulpen, welche mit der Pinzette sorgfältig abgezogen wurden, unter dem Mikroskope direkt beobachtet. In denjenigen eines ausgewachsenen Petaloides lassen sich zahlreiche gelbgefärbte Chloroplasten nach-

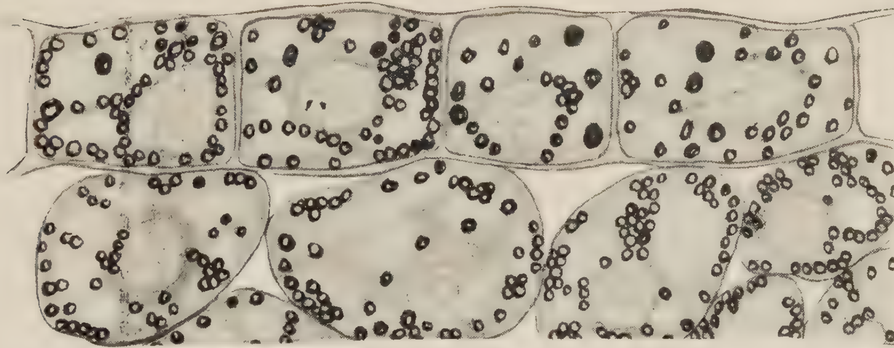


Fig. **16.** Meristematische Zellen der Basis eines jungen Petaloides von *Tulipa.*

weisen, welche ganz wechselnd gestaltet sind; sie sind nämlich wie Fäden gekrümmt oder verzweigt mit ganz unregelmäßiger Kontur oder wie Scheiben mit ziemlich großen farblosen Zentren (Fig. 16). Es unterliegt keinem Zweifel, daß die hier beobachteten Scheiben die Chloroplasten sind, welche, wie es bei im Herbst vergilbenden Blättern anderer Pflanzen gesehen wird, schon in ihren ersten Degenerationsvorgang eingetreten sind, und ferner, daß die daneben hervortretenden Fäden mit ganz unregelmäßigem Umriß, nichts anderes als die Bruchstücke der Chloroplasten sind, welche dadurch zustande kamen, daß die ringförmig stark aufgequollenen Chloroplasten während der Fortschritte des Degenerationsvorgangs zerbrochen werden. Faktisch lassen sich alle Übergänge zwischen den etwas aufgequollenen und ganz zerbrochenen überall nachweisen. Neben diesen mit großem Xanthophyllgehalt vergilbten Chloroplasten fallen zahlreiche kleine farblose Gebilde in die Augen, welche im Vergleich mit

den soeben erwähnten auffällig schöne Konturen darbieten (Fig. 17). Vergleichen wir die hier gefundene Tatsache mit den bei *Hydrilla*-Blättern erhaltenen Resultaten, so sehen wir sofort, daß zweierlei Gebilde in den Epidermiszellen im allgemeinen zum Vorschein kommen nämlich Chloroplasten, welche weit nach der Vergilbung in ihren Degenerationsvorgang eingetreten sind und solche, welche vor der Vergilbung darein schon eingetreten sind, indem sie ihre Farbstoffbildungsfähigkeit sowie ihre Empfindlichkeit gegen Lichtstrahlen verlieren. Demnächst habe ich die Petaloiden der weißen Tulpe vergleichend untersucht. Aber nichts Bemerkenswertes wurde hier aufgefunden. Anders ausgedrückt, fand ich solche mit ganz wechselnd gestalteten Chloro-



Fig. 17. Epidermiszellen der gelben Tulpe.

plasten von unregelmäßiger Kontur neben kleineren mit auffallend schönem Umriß. Der einzige Unterschied, welcher zwischen zwei Varietäten von Tulpen aufgefunden wurde, besteht darin, daß die später in ihren Degenerationsvorgang eingetretenen Chloroplasten von Anfang an die Farbstoffbildungsfähigkeit nicht gehabt haben. Um über die Entstehung der hier beobachteten Gebilde Aufschluß zu bekommen, habe ich die ganz jungen Petaloiden, welche aus den Zwiebeln im Oktober herausgenommen wurden, mit der KOLATCHEV'schen Methode fixiert und behandelt. In meristematischen Zellen der Basis eines Petaloides sowie in Dermatogene-Zellen desselben lassen sich, wie erwartet,

zahlreiche normal gestaltete Chloroplasten allein nachweisen (Fig. 18), Ferner, was uns interessiert, habe ich die Tatsache gefunden, daß die obige meristematischen Zellen sowie Dermatogene-Zellen mit zahlreichen Stärkekörnern erfüllt sind, welche durch Blaufärbung bei Zusatz von Jod-jodkaliumlösung scharf hervortreten. Auf Grund des Gesagten sehen wir uns zu dem Schluß gezwungen, daß die oben erwähnten zweierlei Gebilde, welche im allgemeinen als Chondriosomen betrachtet worden sind, von diesen Stärkekörner in sich tragenden Chloroplasten in meristematischen Zellen der Basis des Petaloides abstammen.

V. Entwicklung der Chloroplasten in meristematischen Zellen der Stammspitze

Wie in den vorhergehenden Abschnitten auseinandergesetzt wurde, können wir nicht mehr daran zweifeln, daß die Chloroplasten sich durch Teilung vermehren, aber es konnte dabei nicht erörtert werden, ob die Chloroplasten auch in den Meristemzellen der Stammspitze, wie es bei erwachsenen Chloroplasten der Fall gewesen ist, nur durch Teilung sich vermehren und niemals *de novo* im Zytoplasma entstehen können. Nachstehendes ist nun das Ergebnis meiner diesbezüglichen Untersuchungen, die hauptsächlich 1925–1926 ausgeführt wurden.[1] Als Versuchsobjekte dienten mir die lebhaft wachsenden Stammspitzen von *Hydrilla verticillata*. In der Zelle aus der Spitze eines ca. 200 μ langen Blattes dieser Pflanze zeigen sich scheiben- oder hantelförmige Chloroplasten, welche im Leben etwas gelblich grün erscheinen und vermutlich häufig in Teilung begriffen sind, während in der Zelle sowohl aus der jungen Blattbasis als auch aus dem Vegetationskegel der Stammspitze sich die Lebendbeobachtung der Chloroplasten wegen der Farblosigkeit leider äußerst Schwierig erweist. In diesen Zellen ist jedoch deutlich nachweisbar, daß auch das granuläre Zytoplasma mit zahlreichen lichtbrechenden, an die Chloroplasten erinnerenden Körnchen besät ist, obwohl man bei Lebendbeobachtung nicht mit Sicherheit sagen kann, ob diese Körnchen wirklich den Chloroplasten entsprechen. Hier sehen wir uns zur Anwendung der Mikrotechnik gezwungen, wie es bei den bisherigen Forschern der Fall gewesen ist. Aber bemerkenswert ist es hier zu erwähnen, daß die allerjüngsten Chloroplasten in Meristemzellen ganz unerwartet bei Anwendung des CARNOY'schen Tripel-Gemisches naturgetreu

1) Näheres hierüber s. Bot. Mag. (Tokyo), Band 42, 1927.

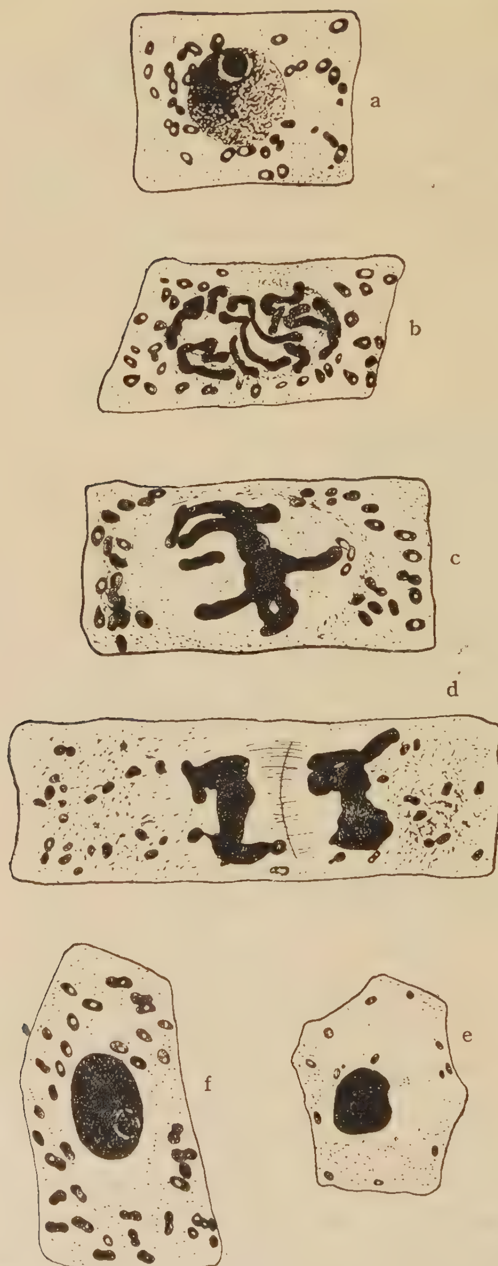


Fig. 18. Meristematische Zellen des Stammscheitels von *Hydrilla verticillata*, durch CARNOY'sches Gemisch fixiert.

konserviert wurden, welches angeblich auf Chondriosomen zerstörend wirkt. So gehen wir nunmehr gleich im Folgenden zur Beobachtung von fixierten und gefärbten Materialien über. Diese Materialien wurden in CARNOY'sches Tripel-Gemisch zwanzig Minuten lang getaucht und dann wie gewöhnlich durch steigenden Alkohol in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden stets in 5–7 μ Dicke hergestellt und mit HEIDENHAIN'schem Eisenhaematoxylin gefärbt. Es versteht sich von selbst, daß die Beobachtungen stets an dem Längsschnitt der Stammspitze ausgeführt wurden, da hier alle Übergänge der Blattentwicklung von einzelliger Ausbuchtung bis zu großen Blättern leicht verfolgt werden können. Schon in einer Meristemzelle der Blattbasis finden sich zahlreich rundliche, ovale oder linsenförmig abgeplattete Chloroplasten, welche manchmal ihre ziemlich großen ungefärbt bleibenden Zentren beobachten lassen (Fig. 18, a). Im Laufe des Mitosenvorganges werden aber die Chloroplasten allmählich in zwei Gruppen verteilt, indem sie eine Tendenz aufweisen, an die Polregion sich anzuhäufen. Infolgedessen

werden sie schon in der Äquatorialzone in Prophase der Karyokinese weniger dicht (Fig. 18, b). Fig. 18, c u. d zeigen die zweigruppige Verteilung der Chloroplasten in Anaphase; sobald diese zweigruppige Verteilung derselben in Metaphase vollendet ist, so findet die Scheidewandbildung zwischen den zwei Tochterkernen statt (Fig. 18, d). Bemerkenswert ist hier, daß während der Karyokinese, insbesondere in der letzten Prophase und Metaphase, die Teilungsfigur der Chloroplasten meist nicht sichtbar ist, und erst in der Anaphase fallen die hantelförmigen Teilungsfiguren in die Augen (Fig. 18, d). Auf Grund dieser Beobachtungen können wir sagen, daß die Zahl der Chloroplasten in einer meristematischen Zelle also bei jeder Zellteilung ungefähr halbiert wird und dieselben sich nach Vollendung der Kernteilung intensiv vermehren.

Die rundlichen Chloroplasten lassen sich in allen Meristemzellen sowohl aus der Blattbasis als aus dem Vegetationskegel der Stammspitze überall beobachten, wenn auch in jungen Zellen ihre Zahl und Größe auffallender sich verkleinern (Fig. 18, e). Neben diesen rundlichen, sind zahlreiche hantelförmige Teilungsfiguren nachweisbar, welche, wie früher von BOWEN (1928) hervorgehoben wurde, mit den bei Dauerbeobachtung hervortretenden völlig übereinstimmen (Fig. 18, f). Durch das Gesagte ist somit festgestellt, daß die Chloroplasten in einer Meristemzelle bei Zellteilung in die beiden Tochterzellen übergeführt werden, indem sie sich in zwei Gruppen verteilen, ohne daß sie dabei eine Metamorphose zeigen.

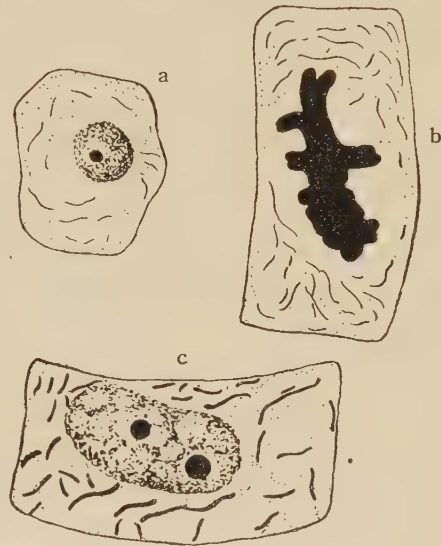


Fig. 19. Meristematische Zellen des Stammscheitels von *Hydrilla verticillata*, mit CHAMPY'schem Gemisch fixiert.

Um die angebliche genetische Abhängigkeit zwischen Chloroplasten und Chondriosomen weiter festzustellen, bediente ich mich, außer den oben erwähnten Fixiermitteln, die zu den chondriosomenzerstörenden gehören, noch einiger anderer Gemische, welche Chondriosomen fixieren können, da das Vorhandensein von Chloroplasten in den Meristemzellen aber nicht genügt, um die Individualität derselben zu beweisen. Zuerst seien nun die Resultate besprochen, die durch CHAMPY'sches Gemisch hervorgebracht wurden. Das

Objekt wurde im Gemisch 24 Stunden lang eingetaucht, und nach 24-stündigem Abspülen, wie gewöhnlich, in steigenden Alkohol gebracht. In einer Zelle aus der Spitze eines ca. 200 μ langen Blattes lassen sich zahlreiche Chloroplasten beobachten, welche, wie es bei den mit Carnoy'schem Gemisch fixierten Bildern der Fall gewesen ist, ihre normale Gestalt von Scheiben darbieten. Aber in der Mitte desselben Blattes nehmen sie nicht mehr ihre eigentliche Gestalt von Scheiben, sondern eine fadenförmige Gestalt an (Fig. 19, b u. c).

Und in der Basis desselben Blattes finden wir ganz fadenförmige Gebilde auf. Solche fadenförmigen werden nicht nur in der Blattbasis sondern auch in allen jungen Zellen des Stammscheitels sowie der Blattanlagen überall nachgewiesen, wo früher bei Fixierung mit Carnoy'schem Gemisch zahlreiche Chloroplasten von normaler Gestalt hervortraten (Fig. 19, a). Da wir wissen, daß das Carnoy'sche Gemisch auf Chondriosomen zerstörend wirkt, so müssen die bei Anwendung dieses Gemisches auftretenden Gebilde von Scheibenform, allem Anschein nach, als die Chloroplasten bezeichnet werden.

Somit kann kein Zweifel bestehen, daß die bei Fixierung mit Champy'schem Gemisch hervortretenden Fäden nichts anderes als die deformierten Chloroplasten sind, welche bei ungünstiger Fixierung zustande kommen. Die Tatsache, daß je jünger die Zelle ist, desto länger die Chloroplasten deformiert werden, führt uns leicht zu der Überzeugung, daß die jungen Chloroplasten, soweit ihre Konsistenz anbetrifft, von den älteren stark abweichen. Mit anderen Worten, liegt die Vermutung nahe, daß je jünger die Chloroplasten, sie desto flüssiger sind. Wir erinnern uns hier einer Feststellung Lepeschkins (1926), daß die Chloroplasten von *Bryopsis* unter gewisser Bedingung zu langen Bändern heranwachsen können. Auch Küster (1927) gelangte zu dem Schluß, daß wenigstens die jungen Chloroplasten sehr viel flüssiger als die älteren sind, nachdem er eine Reihe der Missformen von Chloroplasten von *Spirogyra* beobachtet hat. Unter diesen Umständen ist es nicht zu verwundern, daß die jungen Chloroplasten bei der Fixierung deformiert werden können. Infolgedessen ähneln, je mehr man sich der Blattbasis nähert, um so mehr, die langgestreckten Chloroplasten in Gestalt und Größe den Chondriosomen, welche von mehreren Forschern z. B. Guilliermond, Lewitsky, Meves u. a. beobachtet und abgebildet wurden, so daß man sie ohne Vergleichung dieser Bilder mit denen, welche bei Fixierung mit dem Carnoy'schen Gemisch hervorgerufen wurden, fälschlich für Chondriosomen, aus welchen die normalen Chloroplasten entstehen, halten müßte. Kurz ausgedrückt, haben wir bis heute nichts darüber gewußt, was für eine Gestalt die allerjüngsten Chloroplasten besitzen.

Ein ganz analoges Verhältnis ergab sich bei Fixierung mit dem REGAUD'schen Gemisch (Fig. 20). Ferner habe ich eine Reihe von Versuchen bei solchen Pflanzen angestellt, in welchen die bisherige Forscher das Vorhandensein von Chondriosomen mit Sicherheit festgestellt zu haben glaubten. Um weiterhin diese Gestaltveränderung durch das Fixiermittel bei verschiedenen Fixierungsdauern zu verfolgen, wurden die Objekte verschieden lange in die Fixierungsflüssigkeit getaucht. Bei 1-stündiger Fixierung ist keine Verunstaltung der Chloroplasten sichtbar. Es werden nämlich dabei nur rundliche oder hantelförmige Chloroplasten gefunden. Nach 2-stündigem Verweilen im Fixiermittel zeigen sie aber schon die Tendenz, sich zu verlängern, indem sie besonders in den Meristemzellen aus dem Vegetationskegel der Stammspitze eine an beiden Enden verdickte fadenförmige Gestalt annehmen. Bei 3–4-stündiger Fixierung erscheint die Verlängerung der Chloroplasten noch beträchtlicher, so daß sie zuletzt zu langgestreckten Fäden verunstaltet sind. Bei noch längerer Fixierungsdauer (5–100 Stunden) läßt sich aber keine weitere Gestaltveränderung der Chloroplasten wahrnehmen. Daraus ergibt sich also, daß die rundlichen Chloroplasten von *Hydrilla verticillata* bei 3–4-stündiger Fixierungsdauer durch die Wirkung eines Chondriosomen fixierenden Mittels erhebliche Formveränderung erfahren. Dabei erscheinen sie den sogenannten Chondriosomen täuschend ähnlich.

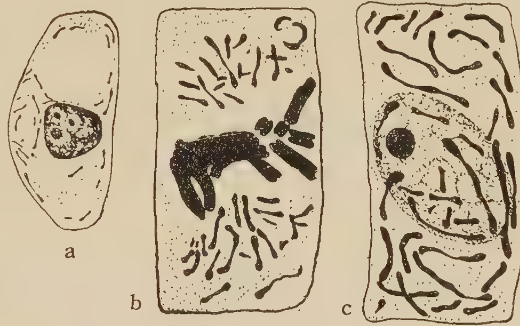


Fig. 20. Die durch REGAUD'sches Gemisch fixierten Chloroplasten von *Hydrilla verticillata*. a Eine Meristemzelle aus der Vegetationsspitze. b Dieselbe aus der Blattbasis. c Eine etwas weiter entwickelte Zelle.

Ferner sei hier die höchst interessante Tatsache erwähnt, daß die ganz jungen Chloroplasten bei Anwendung der KOLATCHEV'schen Methode ihre eigentliche Gestalt von Scheiben naturgetreu nachweisen, trotzdem das CHAMPY'sche Gemisch dabei gebraucht wird, welches, wie oben erwähnt, sie ganz fadenförmig deformiert. Hiermit glaube ich einen weiteren Beweis dafür gefunden zu haben, daß die sogenannten Chondriosomen in der Art deformierten Chloroplasten sind, deren eigentliche Gestalt eine schöne

1) Für weitere Beispiele s. SCHÜRHOFF, Die Plastiden, 1924, S. 14 ff.

Scheibe ist, daß sie fälschlich für solche gehalten werden. Es sei noch hinzugefügt, daß die jungen Chloroplasten durch Fixierung mittelst der KOLATCHEV'schen Methode gut konserviert werden, und zwar schöner als durch das CARNOY'sche Gemisch. In Wirklichkeit ist es wohlbekannt, daß die jungen Chloroplasten bei Fixierung sehr leicht zerbrochen werden. Somit scheint es mir der einzige Ausnahmsfall zu sein, welcher bisher bekannt geworden ist, daß die Chloroplasten von *Hydrilla verticillata* bei Anwendung des CARNOY'schen Tripel-Gemisches naturgetreu konserviert werden. Neuerdings hat RISCHKOV darauf hingedeutet, daß die durch REGAUD'sches Gemisch hervortretenden nichts anderes als die ganz jungen Chloroplasten „Infantil" sind, obwohl ihre Form oberflächlich mit denen der Chondriosomen übereinstimmt, nachdem er die Tatsache beobachtet hatte, daß in Meristemzellen von *Elodea canadensis* nur normal gestaltete Chloroplasten vorhanden sind, während sie in den

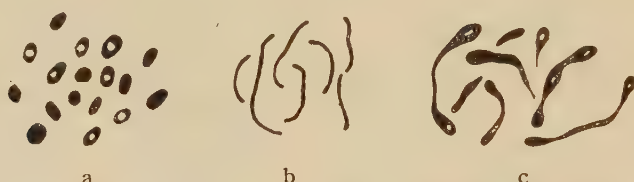


Fig. 21. Verschiedene Bilder der fixierten Chloroplasten von *Hydrilla verticillata*, a durch CARNOY'sches Gemisch. b durch CHAMPY'sches Gemisch. c durch REGAUD'sches Gemisch fixiert.

anderen von ihm untersuchten Pflanzen fädiggestreckt sind. So kommt der hier von ihm gezogene Schluß mit meiner Feststellung in Einklang, daß die durch REGAUD'sches Gemisch hervortretenden nichts anderes als ganz junge Chloroplasten sind. Wenn es ihm gelingt, Versuchsobjekte aufzufinden, bei welchen die jungen Chloroplasten mit CARNOY'schem Gemisch fixierbar sind, oder wenn er einmal bei *Elodea canadensis* sowie bei anderen von ihm untersuchten Materialien die KOLATCHEV'sche Methode zur Anwendung bringt, mußte er unwillkürlich zu dem Schluß gelangen, daß die jungen Chloroplasten durch die Chondriosomen erhaltenden Fixiermittel, verlängert werden. Nun scheint es mir nicht überflüssig, diesen Schluß dadurch zu bestärken, daß wir bei einigen anderen Pflanzen dieselbe Tatsache auffinden, bei welchen das Vorhandensein von Chondriosomen bereits im allgemeinen als richtig angenommen worden ist.[1] In dieser Hinsicht habe ich *Elodea canadensis* und *Zea Mays* ausgewählt, da sie bis heute von vielen Autoren z. B. GUILLIERMOND,

1) Näheres hierüber s. die folgenden Zeilen und Tafel I.

LEWITSKI, RANDOLPH, MEYER, NOAK, ZIRKLE u. a. eingehend untersucht und zwar ganz wechselnd diskutiert wurden.

Elodea canadensis

Elodea canadensis wurde bis heute als Gegenstand für die Untersuchung der Chloroplastenentwicklung von vielen Autoren z. B. GUILLIERMOND (1921), LEWITSKI (1911), NOAK (1910), ZIRKLE (1927), A. MEYER (1883), FRIEDRICHS (1910), u. a. ausgewählt. Aber, was ihre Versuchsergebnisse betrifft, so stehen sie nicht ganz im Einklang. Die lebhaftwachsende Stammspitze von *Elodea canadensis* wurde mit der REGAUD'schen sowie mit der KOLATCHEV'schen Methode fixiert. Daher möchte ich unten ganz kurz die fixierten Bilder besprechen, welche bei Anwendung der REGAUD'schen Methode erzielt wurden, da die dabei hervorgerufenen Bilder mit denen von anderen Autoren gut übereinstimmen. In der Meristemzelle der Vegetationsspitze des Stammes sind kleine stäbchenförmige oder fädig langgestreckte Gebilde nachweisbar, welche manchmal geradlinig, manchmal stark gebogen sind. Außerdem treffen wir nicht selten solche Fäden, deren beide Enden verdickt sind. Ähnliche Gebilde wurden nicht nur in den meristematischen Zellen der Stammspitze, sondern auch in kleinen Blattanlagen sowie in der Basis der jungen Blätter aufgefunden. Dagegen sind in der Zelle an der Spitze eines ca. 200 μ langen Blattes solche Fäden oder Stäbchen nicht mehr zu beobachten, sondern es treten dasselbst ganz normale Chloroplasten hervor. In diesen Fäden oder Scheiben finden wir bisweilen die Zentralgebilde auf, die durch ihre Unfärbbarkeit mit Eisenhaematoxylin sofort in die Augen fallen und bis heute von manchen Autoren fälschlich für Stärkekörner gehalten wurden. Aber die Jodprobe zeigt, daß die Stärkekörner in der Regel nicht in jungen Blättern sowie in der Stammspitze, sondern nur in älteren Zellen des unteren Teils des Stammes hervortreten. Daß zahlreiche fadenförmige Gebilde in meristematischen Zellen und scheibenförmige in etwas entwickelten Zellen zutage treten, führt uns leicht zu der Annahme, daß die Chloroplasten aus den fadenförmig langgestreckten Gebilden umwandern. Aber wenn wir einmal die obigen fixierten Bilder mit den mittelst der KOLATCHEV'schen Methode gewonnenen vergleichen, so können wir uns sofort überzeugen daß zahlreiche Forscher für lange Zeit Irrwege beschritten haben. In den meristematischen Zellen aus der Stammspitze sowie der Blattanlagen, welche aus nur wenigen Zellen bestehen, lassen die Chloroplasten ihre ringförmige Struktur am schönsten beobachten. In etwas entwickelten Zellen aus der Spitze eines jungen Blattes ist diese ringförmige

Struktur der Chloroplasten kaum zu erkennen, da diese letzteren dort etwas massiver werden und deswegen mittelst der Kolatchev'schen Methode augenblicklich homogen geschwärzt werden. Außer diesen normalen Chloroplasten von scheibenförmiger Gestalt können wir kein solches Gebilde auffinden, welches als Chondriosomen bezeichnet werden müßte. Auf Grund dieser Tatsache bleibt nicht der geringste Zweifel übrig, daß die bis heute für lange Zeit von vielen Autoren als Chondriosomen von *Elodea canadensis*, aus welchen die normalen Chloroplasten sich entwickeln, bezeichneten Gebilde, nichts anderes als die chondriosomenartig deformierten Chloroplasten sind.

Zea Mays

Zuletzt möchte ich die Versuchsergebnisse mit *Zea Mays* unten kurz beschreiben, da die Chloroplasten dieser Pflanze betreffs ihrer Morphologie etwas von denen in *Elodea canadensis* sowie in *Hydrilla verticillata* abweichen. Zuerst wurden die Samen von *Zea Mays* im Sägemehl gesät. Erreichte die Länge des Sprosses zu ca. 5–7 mm, so wurden sie von ihrer Basis getrennt und mit den Regaud'schen Gemisch sowie Kolatchev'scher Methode fixiert. Beobachten wir die durch Regaud'sches Gemisch fixierten Bilder, so finden wir, daß in den meisten Zellen des ganz jungen Blattes sowie in Meristemzellen der Stammspitze zahlreiche rundliche Gebilde sich beobachten lassen, welche mit den Proplastiden Randolphs sowie mit den jungen Chloroplasten, welche ich schon in *Elodea canadensis* und *Hydrilla verticillata* gefunden hatte, gut übereinstimmen. Je jünger die Zelle ist, besto kleiner werden sie. In allen diesen Stadien lassen die Chloroplasten stets ihre schöne Kontur beobachten. Hier ist bemerkenswert, daß selbst die ziemlich jungen Zellen stark vakuolisiert sind, da das Vorkommen der Vakuolen sofort zeigt, daß sich die Zellen stark differenziert haben und die darin enthaltenen Chloroplasten fester geworden sind. Demnach müssen wir sagen, daß die Chloroplasten von *Zea Mays* fester als diejenigen von anderen Pflanzen sind. Auf Grund dieser Betrachtungen ist von vornherein zu erwarten, daß die Chloroplasten von *Zea Mays* bei der Fixierung kaum deformiert werden können. Aber genauere Beobachtung lehrt uns, daß auch bei *Zea Mays* ein ganz ähnliches Verhältnis herrscht, wie bei *Elodea canadensis* sowie bei *Hydrilla verticillata*. Die Chloroplasten lassen nämlich in ganz jungen Zellen des Stammscheitels sowie der Blattbasis nicht mehr ihre schöne Kontur beobachten, sondern sie sehen mehr oder weniger verlängert aus. Dagegen lassen die Chloroplasten bei Anwendung der Kolatchev'schen Methode stets ihre schöne Kontur beo-

bachten. Hieraus geht klar hervor, daß die Chloroplasten von *Zea Mays* stets eine rundliche Gestalt haben, und daß sie durch wiederholte Teilung so viel kleiner werden können, daß sie aus der Sichtbarkeitsgrenze des Mikroskopes hinausschwinden.

VI. Entwicklung der Chloroplasten in meristematischen Zellen der Wurzelspitze

Parallel mit den Untersuchungen der Sproßspitzen, wovon ich schon in dem vorhergehenden Abschnitt ausführlich geschildert habe, wurde eine Reihe von Versuchen mit den Wurzelspitzen vorgenommen, um festzustellen, ob die Chloroplasten auch in den Wurzelspitzen ganz ähnlich wie in den Sproßspitzen, strenge Individualität darbieten. Nach den Ansichten GUILLIERMONDS, LEWITZKIS, FRIEDRICHS's, u. a. stammen die Chloroplasten in den Wurzelzellen aus den in den Urmeristemzellen zu beobachtenden Chondriosomen ab. Im Gegensatz dazu hat MOTTIER bei seiner Untersuchung mit *Pisum sativum* und *Zea Mays* darauf hingedeutet, daß die im oberen Teil der Wurzel gefundenen sich aus den kleinen etwas verlängerten Plastidprimordien entwickeln, die neben den echten Chondriosomen ganz unabhängig von einander liegen. Aber wie oben mehrmals erwähnt, können wir nicht mehr daran zweifeln, daß auf die jungen Chloroplasten die mitochondriellen Fixiermittel deformierend wirken, und zwar in der Art, daß sie fälschlich für Chondriosomen gehalten werden, während das CARNOY'sche Gemisch sowie die KOLATCHEV'sche Methode ihre scheibenförmige Gestalt naturgetreu konservieren. Bei dieser Lage der Verhältnisse neigen wir von vornherein zu der Vermutung, daß die fadenförmigen von anderen Autoren als Chondriosomen bezeichneten Gebilde in der Wurzelspitze, wie es höchst wahrscheinlich ist, die bei Fixierung derartig deformierten Chloroplasten seien, sodaß sie fälschlich als ganz andere Kategorie der Zelleinschlüsse bezeichnet werden mußten. Es lag mir daher viel daran, die scheibenförmige Gestalt der Chloroplasten in Wurzelzellen mittelst irgend einer Methode aufzufinden. Aber es ist mir bis heute leider nicht gelungen, die scheibenförmige Gestalt der Chloroplasten in der Wurzelspitze durch Fixierung zu erhalten. In der Tat werden die allerjüngsten Chloroplasten der Wurzelspitze, wie oben mehrmals erwähnt, bei Fixierung mit verschiedenen Gemischen sehr leicht zerbrochen. Infolgedessen erweist sich die Fixierung der Materialien äußerst schwierig. Aber diese Schwierigkeit wird, was unserem Zwecke ent-

1) Für weitere Beispiele s. SCHÜRHOFF, Die Plastiden, 1924.

gegen kommt, dadurch leicht beseitigt, daß die KOLATCHEV'sche Methode die Chloroplasten gut zu konservieren vermag.[1] Daher gehen wir weiter unten zur Betrachtung der fixierten Bilder der Wurzelspitze von *Hydrilla verticillata* über. In Urmeristemzellen sowie in etwas entwickelten Zellen der Wurzel treten die Chloroplasten von rundlicher Gestalt überall hervor, welche dank ihrer Schwarzfärbung durch Osmierung von dem Hintergrunde des farblosen Cytoplasmas scharf abstechen. Im Vergleich mit denen von *Vicia Faba*, worüber ich schon ausführlich in Abschnitt II erörtert habe, sind die Chloroplasten von *Hydrilla verticillata* so schön, daß ihre ringförmige Struktur hier am

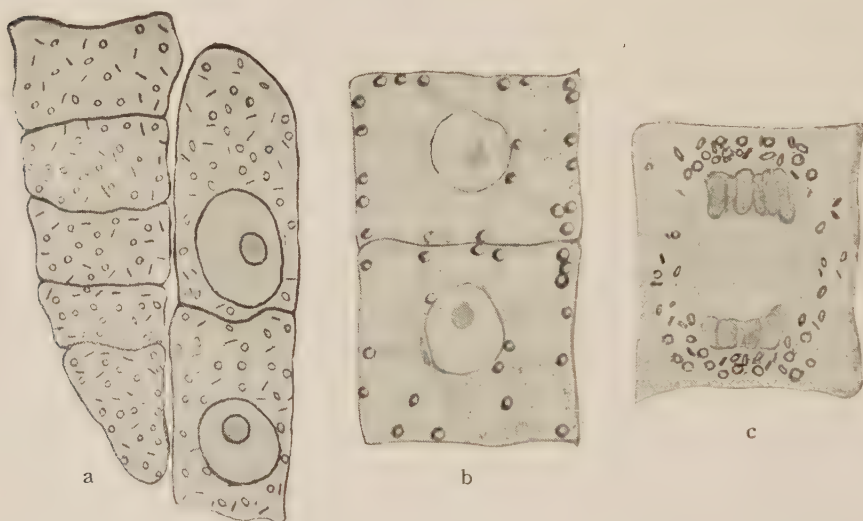


Fig. 22. Die Chloroplasten in den meristematischen Zellen der Wurzelspitze von *Hydrilla verticillata*. a Urmeristemzellen. b Subepidermalzellen. c Eine sich teilende Zelle.

deutlichsten nachweisbar ist (Fig. 22, a). Hier ist beachtenswert, daß außer diesen rundlichen Chloroplasten keine Stäbchen oder fadenförmig langgestreckten Gebilde hervortreten, welche den Chondriosomen oder den Plastidprimordien der oben erwähnten Autoren entsprechen. Sie sind stets scheibenförmig, und zwar lassen sie ihre schöne Kontur deutlich beobachten. In Wirklichkeit liegt kein zwingender Grund für uns vor, eine stoffliche oder morphologische Umwandlung der Chondriosomen zu Chloroplasten voraussetzen zu müssen. Je weiter von der Spitze der Wurzel entfernt die Zellen liegen, um so größer

1) Näheres hierüber siehe den zweiten Abschnitt dieser Abhandlung oder meine frühere Mitteilung im Jahre 1930.

werden die darin enthaltenen Chloroplasten. Außerdem ist es bei *Hydrilla verticillata* die Regel, daß die Chloroplasten in subepidermalen Zellen auffallend größer sind (Fig. 22, b).

Wie oben erwähnt, liegen sie ganz unregelmäßig im farblosen Zytoplasma. Tritt aber die Zelle einmal in ihren Teilungsvorgang ein, so werden sie, wie es bei der Sproßspitze der Fall gewesen war, in zwei Gruppen verteilt, indem sie eine Tendenz aufweisen sich an den Polen zu häufen (Fig. 22, c). Auf Grund dieser Beobachtungen können wir ohne weiteres schließen, daß die Chloroplasten von normaler Gestalt, durch die aufeinanderfolgenden Mitosen von denjenigen in Urmeristemzellen direkt und zwar in völlig unveränderter Form abgeleitet werden.



Fig. 23. Meristematische Zellen der Wurzelspitze von *Hydrilla verticillata*, mit REGAUD'scher Methode fixiert.

Ferner habe ich die Wurzelspitze der oben genannten Pflanzen mit der REGAUD'schen Methode fixiert und mit HEIDENHAIN'schem Eisenhaematoxylin gefärbt. In den Urmeristemzellen sowie in allen jungen Zellen der Wurzel lassen sich nicht mehr die soeben erwähnten Chloroplasten von normaler Gestalt, sondern die fädig langgestreckten Gebilde überall beobachten (Fig. 23). Die vergleichende Untersuchung dieser beiden Bilder führt uns unwillkürlich zu dem Schluß, daß die jungen Chloroplasten auch in den Wurzelspitzen bei Anwendung mitochondrieller Fixiermittel fadenförmig deformiert werden. Ganz analoge Resultate habe ich bei Anwendung des CHAMPY'schen Gemisches erhalten. Dies ist deshalb als ein weiterer Beweis für den oben gezogenen Schluß zu betrachten, weil das CHAMPY'sche Gemisch einerseits bei der KOLATCHEV'schen Methode, andererseits bei der gewöhnlichen Methode weit abweichende Bilder darbieten. Auch hier scheint es mir noch notwendig dadurch zu bestätigen,

in wieweit die hier von mir gegebene Ansicht zutrifft, daß ähnliche Untersuchungen bei einigen anderen Pflanzen z. B. *Elodea, Phaseolus, Ricinus, Zea, Pisum, Triticum, Chlorophytum* u. a. ausgeführt werden, bei welchen bis heute andere Autoren glauben, die Entstehung der Chloroplasten aus Chondriosomen, sicher festgestellt zu haben. Aus diesem Gesichtspunkt habe ich eine Reihe von Pflanzen mit derselben Methode nochmals untersucht aber die Untersuchungsergebnisse sind immer wieder die gleichen.[1]

a) Sogenannte Chondriosomen von *Elodea canadensis*

Die Wurzelspitze von *Elodea canadensis* wurde bis heute von vielen Autoren z. B. GUILLIERMOND (1921), LEWITSKI (1911), NOAK (1921), FRIEDRICHS (1911) und ZIRKLE (1927) als Versuchsobjekt für die Chondriosomenforschung gewählt, und zwar kommen sie darin in Einklang, daß die in den Urmeristemzellen zu beobachtenden langgestreckten Chondriosomen durch allmähliche Veränderung zu normalen Chloroplasten werden. Trotzdem ZIRKLE die Tatsache festgestellt hat, daß die Chloroplasten im Scheitel des Stammes aus kleinen kugeligen Plastidprimordien abgeleitet werden, wurde er zu dem Schluß gezwungen, daß die Chloroplasten in Wurzelzellen dagegen aus den Chondriosomen gebildet werden. Dies legt uns die Vermutung nahe, daß die dabei gebrauchten Fixiermittel für Plastidenforschung nicht geeignet war, und daß die Fixierung der Wurzel äußerst schwierig ist. Aber, wie es früher schon bei *Hydrilla verticillata* der Fall gewesen war, konnte auch bei *Elodea canadensis* solche Schwierigkeit durch die Anwendung der KOLATCHEV'schen Methode ganz beseitigt werden. Hier scheint es mir überflüssig über die bei Fixierung mit der REGAUD'schen Methode hervorgerufenen Bilder wiederholt zu erörtern, da sie mit denjenigen anderer Autoren, besonders mit denen FRIEDRICHS's, gut übereinstimmen. Es sei nur erwähnt, daß bei den durch REGAUD'sche Methode fixierten Bildern die faden-oder stäbchenförmigen Gebilde nicht nur in den Urmeristemzellen, sondern auch in allen jungen Zellen der Wurzel überall sich beobachten lassen, welche mit den Chondriosomen oben genannter Autoren ganz gut übereinstimmen. Wenden wir uns nun zu den bei Anwendung der KOLATCHEV'schen Methode hervorgerufenen fixierten Bildern, so sehen wir sofort, daß sie von den oben genannten von Grund aus abweichen. Die in den Meristemzellen sowie in den jungen Zellen der Wurzel auftretenden Gebilde sind weder Stäbchen noch Fäden, sondern wie bei der Erwähnung der Chloro-

---

1) Näheres hierüber s. die folgenden Zeilen und die Tafeln II–V.

plastenstruktur ausführlich gezeigt wurde, sehr schöne Scheiben, deren Peripherie durch Osmierung stark geschwärzt wird. Diese scheibenförmige Gestalt der Gebilde ist, wie bereits mehrmal erwähnt, die der naturgetreu konservierten Chloroplasten. Außerdem sind sie hier im Vergleich mit denen von *Hydrilla verticillata* auffallend größer, so daß ihre ringförmige Struktur schöner nachweisbar ist als bei allen anderen von mir untersuchten Pflanzen.

b) Sogenannte Chondriosomen von *Chlorophytum*

Die Wurzelspitze von *Chlorophytum elatum* wurde hier als ein Beispiel aus den Monocotyledonen gewählt. Das Vorkommen von Chondriosomen in *Chlorophytum* wurde von MEVES (1904) beschrieben. Das Material habe ich, wie es bei den oben erwähnten der Fall gewesen war, nach REGAUD'scher sowie nach KOLATCHEV'scher Methode fixiert. Beobachten wir nun die nach der REGAUD'schen Methode fixierten Bilder, so sehen wir sofort, daß sie mit den Abbildungen von MEVES gut übereinstimmen. In den Urmeristemzellen sowie in den jungen Zellen der Spitze können wir zahlreiche faden- oder stäbchenförmige Gebilde entdecken, welche auffallenderweise unregelmäßige Kontur zeigen. Wenden wir uns zu den etwas entwickelten Zellen, so können wir finden, daß die darin zu beobachtenden bedeutend länger sind als die in den Urmeristemzellen, obwohl ihre Zahl hier stark abnimmt. Ein ähnlicher Befund wurde bereits von vielen Autoren z. B. GUILLIERMOND (1921), MOTTIER (1918), RISCHKOV (1930) u. a. hervorgehoben. Besonders ist MOTTIER zu dem Schluß gelangt, daß die in meristematischen Zellen zu beobachtenden verlängerten Gebilde als Plastidprimordien und die kleinen runden Gebilde als echte Chondriosomen bezeichnet werden müssen, nachdem er die wechselnd gestalteten Gebilde in jungen Zellen beobachtet hat. In Wirklichkeit scheint es mir, als ob zwei Kategorien der Zelleinschlüsse in einer Zelle sich nebeneinander befinden. Wenn wir aber einmal die fixierten Bilder nach KOLATCHEV'scher Methode betrachten, so können wir uns leicht überzeugen, daß wir nicht mehr im stande sind, zweierlei Gebilde weder in den Urmeristemzellen noch in anderen jungen Zellen der Wurzel aufzufinden. Im Zytoplasma der Urmeristemzellen sowie der jungen Zellen sind zahlreiche Chloroplasten zu beobachten, welche dank ihrer Schwärzung durch Behandlung mit Osmiumsäure ihre schöne Kontur am deutlichsten zeigen. Sie sind stets rundlich und niemal fäden- oder stäbchenförmig. Genauere Beobachtung zeigt ferner, daß das einzelne Körnchen auch hier nicht homogen, sondern an der Peripherie stärker geschwärzt wird. Aus Gesagtem geht klar hervor, daß die Chloroplasten von *Chlorophytum elatum*

stets ihre rundliche Gestalt festhalten und daß die sogenannten Chondriosomen von *Chlorophytum* von MEVES ohne Zweifel die durch dabei gebrauchte Fixiermittel deformierten Chloroplasten sind. Außer den oben genannten habe ich eine Reihe von Pflanzen, z. B. *Pisum sativum, Allium Cepa, Phaseolus vulgaris, Ricinus communis* u. a. mit derselben Methode untersucht. Aber die Resultate waren immer wieder die gleichen. Daher möchte ich die Untersuchungsergebnisse dadurch zeigen, daß die Bilder der fixierten Materialien in Tafeln gegeben werden.

VII. Entwicklung der Chloroplasten bei der Pollenbildung

Es ist schon längst bekannt, daß die Chloroplasten auch in den Pollenkörnern von Blütenpflanzen nicht selten hervortreten, und dies wird durch das Auftreten der Stärke in ihnen bewiesen. Nach unserer heutigen Anschauung werden die Chloroplasten des Pollenkorns aus den in Pollenmutterzellen sich befindenden Chondriokonten gebildet. Diese Annahme stützt sich auf die übereinstimmenden Ergebnisse verschiedener Autoren z. B. GUILLIERMOND (1921), LEWITSKI (1910), PROSINA (1927) u. a.[1]

Dies kann aber nicht mehr unwidersprochen bleiben, wenn wir einmal meine Feststellung in Anspruch nehmen, daß die mitochondriellen Fixiermittel auf die jungen Chloroplasten in der Art einwirken, daß sie ganz chondriosomenartig deformiert werden. Einige Ergebnisse der Untersuchungen in dieser Richtung werde ich in den folgenden zeilen kurz erörtern. Als Versuchsmaterialien bediente ich mich der Pollenmutterzellen von *Allium Moly, Oenothera odorata* u. a., welche als Beispiele für Mono- und Dicotyledonen ausgewählt und nach KOLATCHEV'scher Methode fixiert wurden.

Allium Moly

In den Pollenmutterzellen sowie in den Archesporialzellen von *Allium Moly* finden wir das Zytoplasma mit zahlreichen rundlichen Chloroplasten erfüllt, welche dank ihrer Schwärzung durch Behandlung mit Osmiumsäure ohne weiteres ins Auge fallen (Fig. 24, a). Sie sind stets kleine Kügelchen mit schöner Kontur.[2] Wie es bei den Wurzelspitzen sowie bei den Stammspitzen der Fall gewesen war, so lassen sich auch hier die dabei ungeschwärzt blei-

1) Für weitere Beispiele s. PROSINA, 1929.
2) Vergl. die Abbildungen von PROSINA u. a.

benden Zentren der Chloroplasten nicht selten nachweisen, obwohl sie meist homogen geschwärzt werden. Hier ist es für uns ganz unmöglich, die zwei Kategorien der Gebilde d. h. Chondriosomen und Chloroplasten dort zu unterscheiden, obwohl ihre Größe mehr oder weniger variabel ist. Obendrein ist auch hier hervorzuheben, daß außer diesen normalen Chloroplasten keine anderen Gebilde auftreten, welche als Chondriokonten bezeichnet werden müßten. Je weiter der meiotische Vorgang fortschreitet, desto kleiner werden sie. Infolgedessen sind sie am kleinsten in Metaphase der ersten Kernteilung der Meiosis (Fig. 24). Im Zytoplasma der Pollenmutterzelle, die schon im synaptischen Stadium sich befindet, treten zwar zahlreiche Chloroplasten von etwas schwankender Größe hervor, aber auch hier ist ihre Form stets rundlich, wobei die synaptischen Fäden, welche an der Wandung des Kernraums seitlich liegen, hellgelb erscheinen (Fig. 24, b).

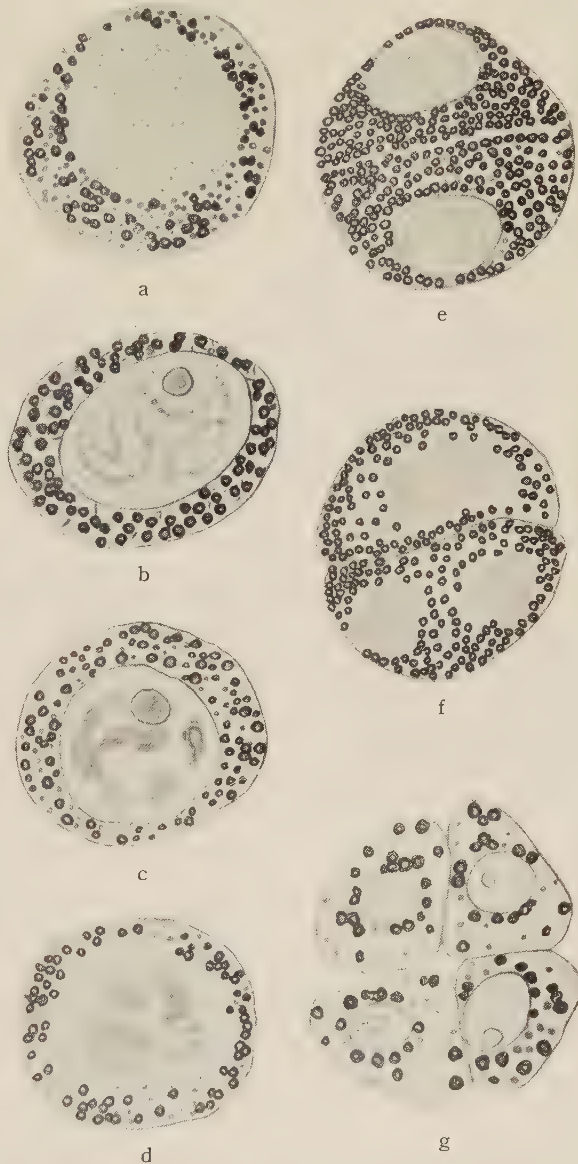


Fig. **24.** Entwicklung der Chloroplasten bei der Pollenbildung von *Allium Moly.*

In der Zeit der Diakinesis ist kein besonderes Verhalten an den Chloroplasten zu beobachten (Fig. 24, c). Dabei scheinen die Geminien aber etwas schwärzer als den soebenerwähnten synaptischen Fäden. In der Telophase der ersten Kernteilung der Meiosis werden die im Zytoplasma ganz unregelmäßig liegenden Chloroplasten allmählich in zwei Gruppen verteilt, ohne daß sie die Tendenz aufweisen, sich an den beiden Polen anzuhäufen; dann wird die Scheidewand dazwischen gebildet (Fig. 24, e). In ganz analoger Weise folgt die zweite Kernteilung der Meiosis.

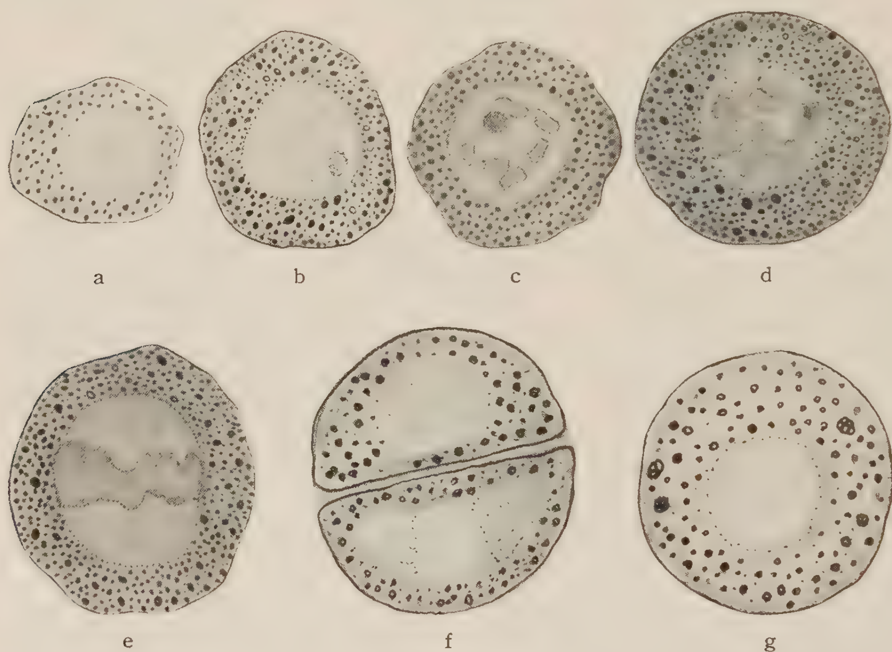


Fig. 25. Entwicklung der Chloroplasten bei der Pollenbildung von *Polygonatum giganteum.*

Aber wir finden dabei, daß die Chloroplasten in der Metaphase oder der letzten Prophase, schon in zwei Gruppen verteilt, an den umgekehrten Seiten des Kerns gesammelt worden sind (Fig. 24, f). Auf Grund des Gesagten können wir behaupten, daß die in den Pollenkörnern sich befindenden Chloroplasten durch zweimalige Zellteilung der Meiosis von der Pollenmutterzelle herüber gebracht werden, ohne eine Metamorphose zu erfahren, und daß die sogenannten Chondriosomen in Pollenmutterzellen nichts anderes als auf die Größenordnung von Chondriosomen herabgesunkene Chloroplasten sind. Hierbei ist es höchst interessant, daß die Chloroplasten in ganz jungen

Pollenkörnern ihrer Größe nach beträchtlich variabel sind, und zwar ihre Zahl dort auffallender vermindert ist. Dies legt uns die Vermutung nahe, daß die Chloroplasten während der Entwicklung der Pollenkörnern nicht ganz in gleicher Weise wachsen. Anders ausgedrückt, geht ein Teil derselben während des Wachsens des Pollenkorns zugrunde.

Polygonatum giganteum

Ferner habe ich als zweites Material für Monokotyledonen die Pollenmutterzellen von *Polygonatum giganteum* gewählt, um festzustellen, ob ähnliche Verhältnisse stets die Chloroplasten von Monokotyledonen beherrschen. Die mittelst der KOLATCHEV'schen Methode fixierten Bilder stimmen der Hauptmasse nach mit denen bei *Allium Moly* überein, doch sind die Chloroplasten hier beträchtlich kleiner als bei *Allium Moly.* Nur ein Unterschied besteht darin, daß sie mehr und mehr variabel werden mit dem Fortschritt des meiotischen Vorgangs, und zugleich ihre Zahl sich auffallender vermehrt. Somit können wir im Stadium der Synapsis schon alle Übergänge von ganz kleinen bis ziemlich großen auffinden. Dieses Verhältnis ist seither in allen Stadien der Pollenentwicklung nachweisbar (Fig. 26). Auf Grund dieser Beobachtungen können wir ohne weiteres darauf schließen, daß die Chloroplasten auch hier strenge Individualität darbieten.

Oenothera odorata

Etwas anders verhalten sich die Chloroplasten bei *Oenothera odorata,* welche als ein Beispiel für Dikotyledonen hier gewählt wurde. In den Pollenmutterzellen, welche getrennt von den Tapetenzellen, abgerundet sind, gewahren wir ein große Menge von sehr kleinen Chloroplasten, welche in der Nähe des Zellkernes sich anhäufen und ihn als dichter Mantel umgeben (Fig. 27, a). Sie sind stets kleine Kügelchen, obwohl die für Chloroplasten charakteristische ringförmige Struktur, ihrer Kleinheit halber, hier kaum nachweisbar ist. Im Stadium der Synapsis, wo die Chromatinfäden dicht zu einem Knäuel geballt sind, läßt sich beobachten, daß die obenerwähnten Chloroplasten von rundlicher Gestalt dichter als früher den Zellkern umringen (Fig. 27, b). In der Zeit der Diakinesis finden wir, hinsichtlich ihrer Gestalt sowie ihres Verhaltens, nichts Hervorzuhebendes. In der Metaphase der heterotypischen Teilung der Meiosis wenn wir die Chloroplasten um die Teilungsfigur der ersten Teilung von Seiten beobachten, so erkennen wir in der Mitte der spindelförmigen Chloroplasten die ungeschwärzt bleibende Kernplatte. Die hier beobachteten

Chloroplasten haben etwas verschiedene Größe, und zwar können wir darunter etwas größere auffinden, welche schon Stärke enthalten, und meist in der Peripherie des Chloroplasten-Mantels sich befinden. Dieses Verhältnis besteht bis zu Ende der Telophase der ersten Teilung fort (Fig. 27, d).

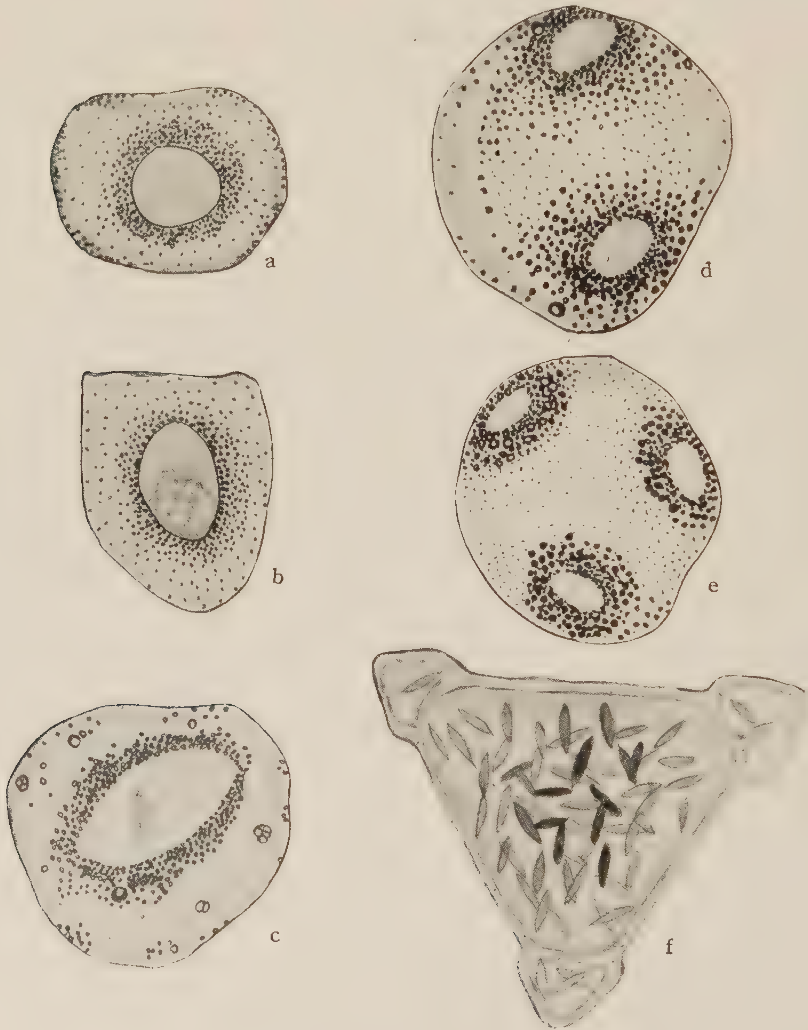


Fig. **26.** Pollenbildung von *Oenothera odorata.*

Nachdem die Chromosomen an die Pole hin von einander abweichen und die Tochterkerne in den Ruhezustand übergegangen sind, sind die mantelförmig die Teilungsfigur umgebenden Chloroplasten noch deutlich nachweisbar. Sobald als die Scheidewandbildung zwischen den Tochterkernen beginnt,

dringen die Chloroplasten allmählich in die Äquatorialzone hinein, und bleiben dort zeitweilig still. Aber bevor die Tochterkerne in homaeotypische Teilung eintreten, werden sie, wie es früher bei den Pollenmutterzellen der Fall war, mit zahlreichen Chloroplasten dicht umgeben (Fig. 27, d). In ganz analoger Weise folgt die homaeotypische Teilung. Im Stadium der Telophase derselben sehen wir, daß die Zellkerne wieder mit zahlreichen Chloroplasten dicht umgeben werden (Fig. 27, e). Dann folgt die Scheidewandbildung zwischen den vier Kernen. Aus dieser Sachlage können wir ohne weiteres die Überzeugung schöpfen, daß die in Pollenkörnern von *Oenothera odorata* die spindelförmigen Stärkekörner bildenden Chloroplasten, unmittelbar aus den Pollenmutterzellen herüber gebracht werden. Wie oben mehrmals erwähnt, ist auch hier beachtenswert, daß außer diesen normalgestalteten Chloroplasten kein langgestrecktes Gebilde auftritt, dessen Vorkommen in Pollenmutterzellen, wie oben mehrmals erwähnt, von GUILLIERMOND bei *Lilium candidum* und von LEWITSKY bei *Asparagus officinalis* berichtet wurde. Hier glaube ich ganz dieselbe Tatsache, wie bei Monokotyledonen, auch hier aufgefunden zu haben, obwohl ihr Verhalten von demjenigen bei Monokotyledonen etwas abweicht. So leuchtet ein, daß die von anderen Autoren als Chondriomiten oder Chondriokonten bezeichneten nichts anderes als auf die Größenordnung von Mitochondrien herabgesunkene Chloroplasten sind, deren Gestalt durch ihre flüssige Natur sowie durch die ungeeignete Fixierungsmethode wechselnd deformiert wurde. Außer den oben erwähnten habe ich eine Reihe von Pflanzen z. B. *Hydrilla verticillata, Tradescantia virginiana, Brassica oleracea, Lilium Henrii,* mit derselben Methode untersucht, um festzustellen, in wieweit der oben gezogene Schluß allgemein zutrifft. Bei allen von mir untersuchten Pflanzen aber habe ich ganz dieselben Resultate erhalten. Hier möchte ich nur erwähnen, daß die in Pollenmutterzellen befindlichen ziemlich großen Chloroplasten von geringer Zahl, während der

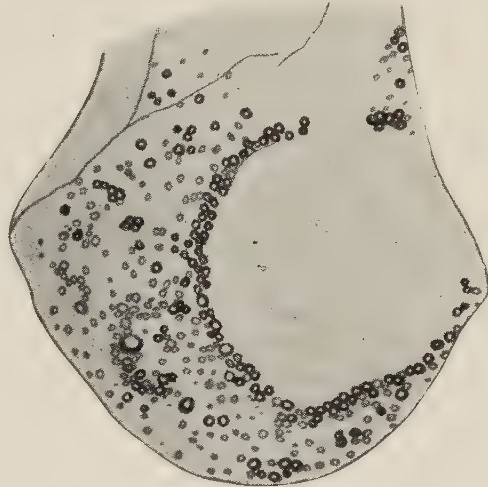


Fig. 27. Eizelle von *Allium Moly*, wo zahlreiche Chloroplasten ringförmiger Struktur sichtbar sind.

meiotischen Teilung durch Wiederholung der Zweiteilung derselben so klein werden können, daß das einzelne Körnchen fast aus der Sichtbarkeitsgrenze hinausläuft und sie nur als ganzes sich erkennen lassen. Jedoch fällt es bei allen untersuchten Pflanzen als durchgehends gültige Regel auf, daß sie stets rundliche oder Scheibenförmige Gestalt annehmen. Ferner ist wohlbekannt, daß die Chloroplasten auch in der Eizelle auftreten, und dies wurde besonders gut von MEYER (1883) untersucht. Das Auftreten der Chloroplasten in der Eizelle genügt aber nicht, um die Individualitätstheorie derselben zu beweisen. Daher habe ich die Eizelle mit derselben Methode untersucht, um festzustellen, ob außer den Chloroplasten die Chondriosomen noch existieren. Wie in beistehender Figur (Fig. 28) gezeigt wird, können wir sehen, daß die Chloroplasten den Eikern dicht umgehen, wobei ihre ringförmige Struktur sehr klar nachweisbar ist. Hieraus geht klar hervor, daß nur Chloroplasten in der Eizelle hervortreten, wie es bei anderen Meristemzellen der Fall gewesen ist.

VIII. Über das Schicksal der in Pollenkörnern befindlichen Chloroplasten bei der Befruchtung

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich schon darauf hingewiesen, daß die Chloroplasten sich durch Teilung vermehren, und daß die von anderen Autoren als Chondriosomen bezeichneten Gebilde nichts anderes als die deformierten Chloroplasten sind, deren eigentliche Gestalt von Scheiben bei Anwendung des CARNOY'schen Tripel-Gemisches, besonders gut bei derjenigen der KOLATCHEV'-schen Methode nachweisbar ist, und die seither von anderen Autoren z. B. GUILLIERMOND (1927), BOWEN (1928), RISCHKOV (1930), WEIER (1931) und STONE (1932) aufgefundenen Tatsachen scheinen diese Befunde mittelbar oder unmittelbar bestätigt zu haben. Hier sehen wir uns bei der allerwichtigsten Frage angekommen, ob die in Pollenkörnern befindlichen Chloroplasten bei der Befruchtung, wie es bei dem Spermakern der Fall ist, in die Eizelle übergeführt werden. Dieser Streit stammt, wie bekannt, von den, betreffs der Panaschierung, von CORRENS (1909) an *Mirabilis Jalapa* und von BAUR (1909) an *Peralgonium zonale* ausgeführten Untersuchungen, die, soweit es ihre Resultate betrifft, von der MENDEL'schen Regel von Grund aus abweichen. Dort stellte BAUR die Theorie auf, daß mit dem Spermakern auch die Chloroplasten in die Eizelle aus dem Pollenschlauch übergeführt werden, um sein Versuchsergebnis zu erklären. Auch WINGE (1917) hat die Theorie aufgestellt, daß sich bei manchen Pflanzen das Zytoplasma an der Befruchtung beteiligt, bei anderen dagegen

nicht, wodurch er alle bisher bekannt gewordene Fälle gesetzmäßig zu erklären versuchte. Später wurden ähnliche Tatsachen, wie diejenigen BAURS, von IKENO (1917) bei *Caspicum annuum* und von STOMPS (1920) bei *Oenothera biennis* aufgefunden. Daß die Chloroplasten auch in den Pollenkörnern zahlreich vorhanden sind, steht schon längst außer Zweifel und wird durch das Auftreten der Stärke in ihnen bewiesen. Wenn es somit möglich ist, die bei der Keimung des Pollenkorns in dem Pollenschlauch eintretenden Stärkekörner des Pollenkorns für lange Zeit nach der Bestäubung zu verfolgen, müßte dies der einzige Schlussel sein, das Rätsel über das Schicksal der in Frage stehenden Chloroplasten bei der Befruchtung aufzulösen, da wir wissen, daß die Stärke stets in den Chloroplasten gebildet wird. In dieser Hinsicht regt sich ein besonderes Interesse für das Befruchtungsphänomen. In Wirklichkeit wissen wir einige Beispiele, in welchen die Stärkekörner des Pollenkorns in den keimenden Pollenschlauch hineintreten, wie die Arbeiten HOFFMEISTERS (1858) u. a. zeigen. ISHIKAWA ist einer der Forscher, welche auf dieses Problem besonders aufmerksam gemacht haben, aber der Versuch, diesen wichtigsten Punkt festzustellen, glückte auch ihm nicht, obwohl er in den Synergiden von *Oenothera pycnocarpa* die Stärkekörner von Spindelform, welche früher in Pollenkörnern sich befanden, beobachten konnte. Seither sind dreizehn Jahren vergangen, aber, was das weitere Schicksal der in Frage stehenden Chloroplasten anbetrifft, wissen wir noch nichts ausschlaggebendes.[1] Nachstehendes ist ein Ergebnis meiner diesbezüglichen Untersuchungen, welche in diesen drei Jahren ausgeführt worden sind. Erst nach langen erfolglosen Untersuchungen fand ich *Oenothera tetraptera* als geeignetstes Objekt, die Stärkekörner des Pollenkorns tief in dem Griffel hinab zu folgen, wie unten ausführlich erwähnt werden soll. In den Pollenkörnern von *Oenothera tetraptera* finden wir zahlreiche spindelförmige Stärkekörner ähnlich wie diejenigen, welche RENNER bei Oenotherakreuzung in denjenigen von *Oenothera Lamarkiana* und ISHIKAWA in denen von *Oenothera pycnocarpa* auffanden. Hier fixierte ich die Fruchtknoten von *Oenothera tetraptera* mit dem BOUIN'schem Gemisch, nachdem ich sie zuvor in absoluten Alkohol einige Sekunden lang getaucht hatte, um darin eingeschlossene Luft zu verdrängen. Dazu habe ich die vier Flügel des Fruchtknotens vor der Fixierung der Materialien, so entfernt, daß das Eindringen der Fixiermittel beschleunigt wird. Nach vierstündiger Eintauchung in das

1) Siehe SCHÜRHOFF, Die Plastiden, 1924, S. 170 ff. und SHARP, Introduction to Cytology, 1934, S. 71. u. 414 ff.

oben erwähnte Gemisch wurden die Materialien wie gewöhnlich in Paraffin eingebettet, dann in 15 μ Dicke geschnitten. So hergestellte Schnitte habe ich nach vorheriger Behandlung mit Xylol in die Jod-jodkaliumlösung übergeführt, um die in Frage stehenden Stärkekörner allein, dank ihrer Blaufärbung scharf hervortreten zu lassen. Dann wurden sie durch Xylolbaden mit Kanadabalsam eingeschlossen und sobald wie möglich nach der Beobachtung mit Hilfe von „Makam" photographiert, da wir wißen, daß die babei auftretende bläuliche Farbe mit der Zeit allmählich verblaßt. Ferner habe ich das Deckglas durch Xylolbaden entfernt und die Schnitte mit HEIDENHAIN'schem Eisenhaematoxylin gefärbt, wodurch ich Dauerpräparate zu bekommen versuchte; aber es versteht sich von selbst, daß es mir nicht gelang, befriedigende Resultate zu erhalten, weil auch die sonstigen Pollenschlaucheinschlüsse dabei stark gefärbt werden, weshalb wir nicht imstande sind die Stärkekörner klar zu beobachten, statt sie mit anderen zu verwechseln. In Wirklichkeit ist nichts besser, als die Beobachtung der ungefärbten Präparate nach kurzer Behandlung mit Jod-jodkaliumlösung. Im folgenden will ich die Untersuchungsergebnisse an der Hand der Abbildungen erörtern. *Oenothera tetraptera* beginnt im Juni zu blühen und verblüht im August. Die weißen Blüten dieser Pflanze, wie es bei anderen Oenotheren wahrscheinlich ist, öffnen sich gegen sechs Uhr Abends. Beobachten wir die Narbe bald nach der Blütenöffnung, so sehen wir, daß die Bestäubung noch nicht ausgeführt worden ist, indem der lange Griffel von der Kelchröhre aus empor rägt. In der Tat wissen wir viele Beispiele, in welchen bei der Blütenöffnung die Bestäubung ausgeführt wird. Untersuchen wir die Narbe unter dem Mikroskope am nächsten Morgen, so erkennen wir, daß nicht nur die Bestäubung schon ausgeführt worden ist, sondern auch die Pollenkörner bereits an der feuchten Oberfläche der Narbe zahlreiche Pollenschläuche getrieben haben. Wie es bei anderen Oenotheren der Fall ist, hat jedes Pollenkorn drei Austrittstellen, bildet aber schließlich, wie das ja auch sonst die Regel ist, nur einen Schlauch, der die darin enthaltenen spindelförmigen Stärkekörner klar beobachten läßt. Hat die Pollenschlauchspitze die Oberfläche der Narbe erreicht, so durchbricht sie die letztere, um in das Leitungsgewebe des Griffels einzutreten. Am Abend des dritten Tages welken die Blumenkronen und fallen zuletzt ab. Gegen den Abfall der Blumenkronen, wie ja auch bei anderen Pflanzen kaum zu bezweifeln ist, wird die Befruchtung ausgeführt. Hierbei ist beachtenswert, daß die in dem Pollenschlauch vorhandenen Stärkekörner während des Wachsens des Pollenschlauchs mehr und mehr kleiner werden. Dies legt uns die Vermutung nahe, daß die betreffende Stärke im Pollenkorn

dafür konserviert ist, daß der Pollenschlauch sehr lang gestreckt bis zur Eizelle gelingen kann. Bei anderen von mir untersuchten Oenotheren ist es die Regel, daß nicht bloß die Stärkekörner mit dem Wachsen des Pollenschlauchs immer und immer kleiner werden, sondern auch ihre Form von der Spindel allgemach verzerrt wird, und infolgedessen werden sie im langgewachsenen Pollenschlauch ganz granulär, und zuletzt kurz vor dem Eindringen des Pollenschlauchs in die Mikropyle ganz unsichtbar. *Oenothera tetraptera* ist, soweit ich untersucht habe, also das einzige Beispiel, in welchem die Stärkekörner des Pollenkorns während des Wachsens des Pollenschlauchs stets ihre spindelförmige Gestalt beibehalten. Ist die Pollenschlauchspitze an der Basis des Griffels angelangt, so dringt sie wieder in das Gewebe der Placenta ein, dann geht sie aus demselben, und an dem Funiculus entlang tritt sie in die Mikropyle ein. Der Pollenschlauch braucht wenigstens 48 Stunden nach der Bestäubung, um bis zur Eizelle zu gelangen. Dies stimmt mit dem früher von ISHIKAWA angegebenen Resultat gut überein. In allen diesen Stadien der Pollenschlauchentwicklung lassen sich die betreffenden Stärkekörner, dank ihrer Blaufärbung durch Behandlung mit Jod-jodkaliumlösung am deutlichsten nachweisen. Der Pollenschlauch, der in die von Integumenten gebildete Mikropyle eingetreten ist, gelangt durch das Nuzellargewebe bis zum Embryosackscheitel (Fig. 28, Taf. VI, Fig. 77). Wie früher von ISHIKAWA hervorgehoben wurde, ist das oberhalb des Embryosackscheitels befindliche Gewebe der

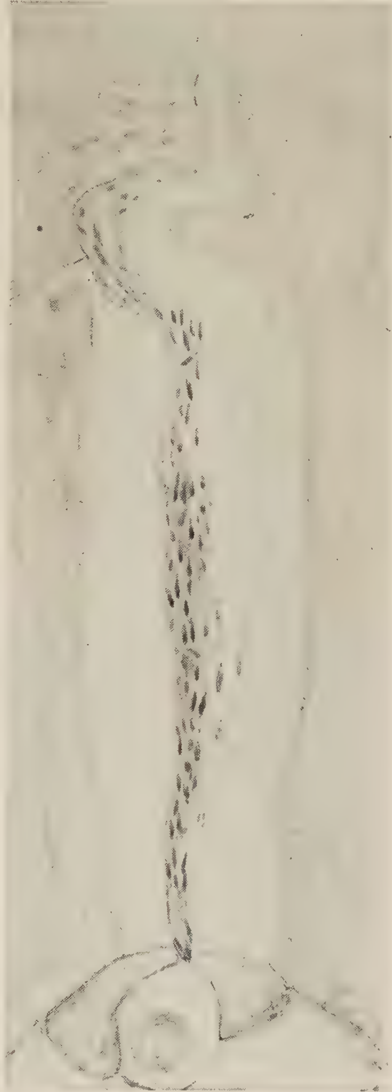


Fig. 28. *Oenothera tetraptera.* Ein in das Nuzellargewebe hinabwachsender Pollenschlauch, dessen Spitzeschon den Embryosackscheitel erreicht hat.

Nuzelle, durch welches der Pollenschlauch nach der Eizelle fortwächst, mit zahlreichen Stärkekörnern erfüllt. Von ihrer Lokalisation aus beurteilt, können wir darauf schließen, daß sie umgebildet in Zucker einen chemischen Reiz ausübt, der die Wachstumsrichtung des Pollenschlauchs im Griffel bestimmt (Fig. 28). Sobald die Pollenschlauchspitze auf dem Scheitel des Embryosacks angelangt ist, so werden die Wände der Synergiden, der Eizelle sowie der Schlauchspitze durch irgendeinen Mechanisums gebrochen, um den Pollenschlauchinhalt weiter in den Synergiden eintreten zu lassen. Wie gewöhnlich an den oberen Teilen der Synergiden, werden ziemlich große Fadenapparaten aufgefunden. In den meisten Fällen treten die Stärkekörner in beiden Synergiden dann samt dem Spermakern in die Eizelle hinein (Fig. 29, a u. b, Taf. VII, Fig. 82 u. 84). Aber es fehlt nicht an Fällen, wo der Pollenschlauchinhalt nur in einer der Synergiden dann in die Eizelle eingeht (Fig. 30, Taf. VI, Fig. 80). Die Annahme, daß eine der beiden eine wichtige Rolle als eine Bahn spielt, den Pollenschlauchinhalt in die Eizelle zu führen, wurde zuerst von STRASBURGER (1884) erbracht und seither allgemein als richtig angenommen. Auch ISHIKAWA hat bei seinen Materialien dieselbe Ansicht besprochen. Auch mir ist kein solcher Fall sicher bekannt, wo der Pollenschlauchinhalt nur in

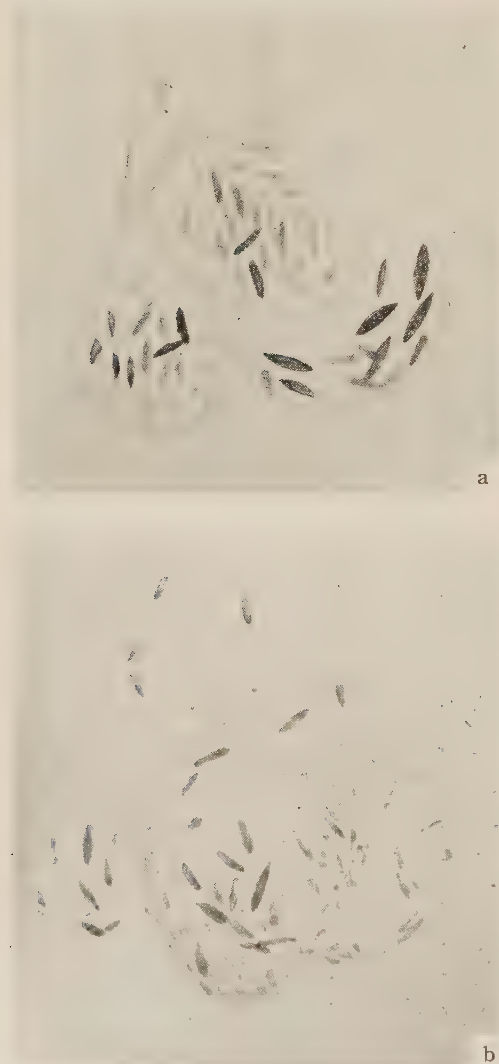


Fig. **29.** *Oenothera tetraptera.* Der Pollenschlauchinhalt ist schon in die beiden Synergiden sowie in die Eizelle herausgedrückt.

die Eizelle eintritt, indem die beiden Synergiden lange Zeit hindurch unverändert bleiben. Auf Grund des Gesagten sehen wir die Stärkekörner des Pollenkorns, in völlig unveränderter Form bis in die Eizelle übergeführt werden. Somit führt uns das Verhalten der in Frage stehenden Chloroplasten bei der Befruchtung, welches, wie soeben erwähnt, mit Hilfe der Form der darin enthaltenen Stärkekörner verfolgt wurde, zu dem Schluß, daß, wie es bei dem Zellkern der Fall ist, so auch bei Chloroplasten ganz dieselbe Theorie — daß auch die Chloroplasten als Erbsubstanz von dem Spermakern ganz unabhängig aus dem Pollenschlauch in die Eizelle übergeführt werde — auf gestellt werden muß, und ferner, daß die zweite Theorie der Befruchtung STRASBURGERS, wonach sich das Zytoplasma an der Befruchtung nicht beteiligt, nicht mehr aufrecht zu halten ist. Allein, soweit es sich um Begründung der Individualitätstheorie der Chloroplasten handelt, scheint es mir wünschenswert, festzustellen, ob die in die Eizelle überge-



Fig. **30.** *Oe. tetraptera.* Pollenschlauch-Inhalt ist in eine Synergide und in die Eizelle eingetreten.

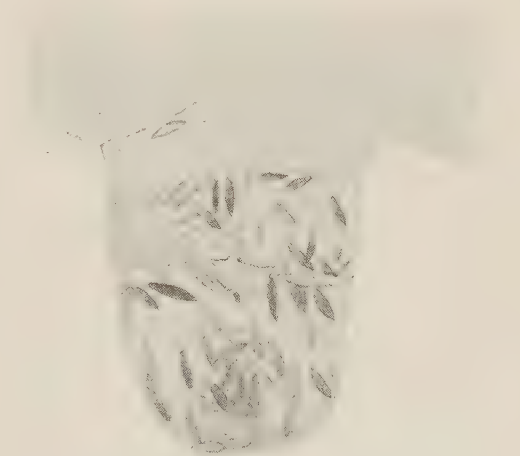


Fig. **31.** *Oe. tetraptera.* Vierzelliger Embryo.

führten Chloroplasten des Pollenkorns durch die darauffolgenden embryonalen Mitosen, von Zelle zu Zelle übergeführt werden. Aber, wie oben mehrmals erwähnt, werden die betreffenden Stärkekörner während des Befruchtungsvorgangs immer und immer kleiner und zuletzt unsichtbar, und daher ist es fast unmöglich, sie weiter zu verfolgen. Erst nach langen Untersuchungen gelang es mir einen solchen Fall aufzufinden, wo ein vierzelliger Embryo zahlreiche Stärkekörner des Pollenkorns von Spindelform enthält (Fig. 31, Taf. VII, Fig. 86). Hier glaube ich, einen sicheren Beweis dafür erbracht zu haban, daß die in die Eizelle aus dem Pollenschlauch eintretenden Chloroplasten durch die darauffolgenden Mitosen eine strenge Individualität zeigen. Daher ist kaum zu bezweifeln, daß die Stärke des Pollenkorns einerseits bei dem Wachsen des Pollenschlauchs und andererseits bei der Embryobildung Verwendung findet.

IX. Zusammenfassung

Es wurde die Entwicklungsgeschichte der Chloroplasten durch den ganzen Lebenskreis von Blütenpflanzen bei fixierten sowie bei lebenden Materialien verfolgt.

In den Versuchen des zweiten Abschnittes wurden die Größe der Chloroplasten sowie ihr Bau untersucht, und die dabei erhaltenen Ergebnisse werden folgendermaßen zusammengefaßt:

1. Die Durchmesser der Chloroplasten wurden bei Blütenpflanzen gemessen. Es konnte dabei gezeigt werden, daß er bei allen von mir untersuchten 262 Pflanzenarten fast konstant ist und ca. 5 μ beträgt. Und die Gestalt der Chloroplasten ist stets kugelig oder mehr oder weniger scheibenförmig abgeplattet.
2. Die Peripherie der Chloroplasten wird durch Behandlung mit Silbernitratlösung sowie Osmiumsäure so geschwärzt, daß sie am Ende erscheinen, als ob sie ein Ring seien.
3. Die ringförmige Verteilung der Silbernitrat sowie Osmiumsäure reduzierenden Substanz in den Chloroplasten ist nicht nur in erwachsenen, sondern auch in meristematischen Zellen klar nachweisbar.
4. Es konnte dabei gezeigt werden, daß die betreffende Substanz, welche Silbernitrat sowie Osmiumsäure reduziert, weder Fett noch Lipoid ist, obgleich hier nicht festgestellt werden konnte, zu was für einer Substanz sie gehört.
5. Die das Zentrum der Chloroplasten bildende Substanz wird durch Be-

handlung mit Osmiumsäure oder Silbernitratlösung niemals geschwärzt. In solchen Zentralgebilde der Chloroplasten, und zwar an der Peripherie derselben, werden Stärkekörnchen gebildet.

6. Solches Zentralgebilde läßt sich an frischen Chloroplasten von *Pilea viridissima* besonders gut beobachten.
7. Die Silbernitrat reduzierende Wirkung der betreffenden Substanz ist nur in lebendem Zustand nachweisbar und geht mit dem Absterben des Gewebes sogleich verloren.
8. Ferner zeigt die Lipoidfärbung SCHUMACHERS, daß das Lipoid nicht als Lipoproteid, sondern als freies Lipoid in der ganzen Grundmasse der Chloroplasten homogen verteilt ist.
9. Die Farbstoffe verteilen sich nicht in der ganzen Grundmasse der Chloroplasten, sondern nur in einem beschränkten Anteil der Chloroplasten.

In den Versuchen des dritten Abschnittes wurde die Chloroplastenteilung in lebenden Zellen von *Hydrilla verticillata* verfolgt.

10. In den ausgewachsenen Zellen der Blattspitze lassen sich zahlreiche Chloroplasten beobachten, deren Gestalt ausnahmslos scheibenförmig ist.
11. In den etwas entwickelten Zellen desselben Blattes finden wir zahlreiche Chloroplasten im fließenden Zytoplasma auf, welche nicht mehr scheibenförmige, sondern ellipsenförmige oder hantelförmige Gestalt annehmen.
12. Wenn ein rundlicher Chloroplast eine bestimmte Größe erreicht hat, treten sie in den ersten Teilungsvorgang ein.
13. Zuerst nimmt er eine ellipsenförmige Gestalt an, dann erfährt er an dem Querdurchmesser eine unbedeutende Furche, wobei die farblose Trennungszone zum Vorschein kommt.
14. Je weiter der Teilungsvorgang fortschreitet, um so tiefer dringt die Furche ein, und zuletzt wird der Chloroplast ganz hantelförmig. Dieser Zustand dauert eine Weile fort und plötzlich tritt Zweiteilung ein.
15. Das letzte Stadium der Chloroplastenteilung wurde, soweit ich untersucht habe, in der Nacht beobachtet.

In den Versuchen des vierten Abschnittes wurden im lebenden Zustand die im Zytoplasma zu beobachtenden Gebilde untersucht, welche bisher von vielen Autoren als lebende Chondriosomen bezeichnet worden sind.

16. Außer den Chloroplasten sind zahlreiche farblose Gebilde in *Hydrilla*-Blättern nachweisbar, welche mit den Chondriosomen in lebenden *Elodea*-Blättern gut übereinstimmen.

17. Kleine Kügelchen oder Stäbchen entstehen durch Teilung aus den etwas größeren Gebilden von rundlicher Gestalt, welche in jungen Zellen der Blattbasis sich befinden.
18. Diese in jungen Zellen der Blattbasis hervortretenden sind nichts anderes als die zugrunde gehenden Chloroplasten, welche schon ihre Farbstoffbildungsfähigkeit sowie ihre Empfindlichkeit gegen Lichtstrahlen verloren haben.

Es wurde im fünften Abschnitt die Entwicklung der Chloroplasten in der Stammspitze betrachtet, indem die fixierten Bilder derselben verglichen wurden, welche mit CARNOY'schem Tripel-Gemisch und mit CHAMPY'schem oder REGAUD'-schem Gemisch fixiert wurden, welch erstere auf die Chondriosomen zerstörend wirkt, während die anderen sie zu fixieren vermögen.

19. Die rundliche Gestalt der Chloroplasten von *Hydrilla verticillata* läßt sich bei Anwendung des CARNOY'schen Tripel-Gemisches naturgetreu konservieren.
20. Normale Chloroplasten werden nicht nur in Blattanlagen, sondern in allen meristematischen Zellen des Stammscheitels überall aufgefunden.
21. Während der Karyokinese werden sie allmählich in zwei Gruppen verteilt, indem sie die Tendenz aufweisen, an beiden Pollen sich zu sammeln, und zuletzt in beide Tochterzellen übergeführt zu werden.
22. Die normale Gestalt der Chloroplasten wird bei Fixierung mit REGAUD'schem oder CHAMPY'schem Gemisch ganz chondriosomenartig deformiert.
23. Die KOLATCHEV'sche Methode kann die jungen Chloroplasten in meristematischen Zellen verschiedener Pflanzen stets naturgetreu konservieren.

Im sechsten Abschnitt wurde die Entwicklung der Chloroplasten in der Wurzelspitze mit KOLATCHEV'scher Methode untersucht, da oben klargestellt worden ist, daß die KOLATCHEV'sche Methode sie naturgetreu zu fixieren vermag, und zugleich wurden die so erhaltenen Chloroplasten mit den „Chondriosomen" anderer Autoren verglichen.

24. In den Urmeristemzellen sowie in allen jungen Zellen der Wurzelspitze lassen sich zahlreiche scheibenförmige Chloroplasten beobachten. Die für Chloroplasten charakteristische ringförmige Struktur ist hier klar nachweisbar.
25. Während der Karyokinese werden sie allmählich in zwei Gruppen verteilt, indem sie die Tendenz aufweisen, sich an beiden Polen zu sammeln.
26. Die normale Gestalt der Chloroplasten wurde auch in der Wurzelspitze

bei Anwendung der für Chondriosomenfixierung gebräuchlichen Flüssigkeiten, fadenförmig deformiert.

In den Versuchen des siebenten Abschnittes wurde die Entwicklung der Chloroplasten bei Pollenbildung von *Allium Moly, Polygonatum giganteum* und *Oenothera odorata* verfolgt, wobei die Materialien mit KOLATCHEV'scher Methode fixiert wurden.

27. In den Pollenmutterzellen von *Allium Moly* sind zahlreiche Chloroplasten von rundlicher Gestalt klar nachweisbar, welche durch Osmierung stark geschwärzt werden.
28. Während der ersten Kernteilung der Meiosis werden sie in zwei Gruppen verteilt, ohne daß sie die Tendenz aufweisen, an beiden Polen sich zu sammeln, und dazwischen wird die Scheidewand gebildet. Darauf folgt die zweite Kernteilung in derselben Weise.
29. Die in Pollenmutterzellen befindlichen Chloroplasten von fast gleicher Größe vermehren sich durch Teilung intensiv, infolgedessen wird ihre Größe schon in der Metaphase der ersten Kernteilung auffallend variabel. Außer diesen normalen Chloroplasten wurde keine Gebilde aufgefunden, die den „Chondriosomen" anderer Autoren entsprechen.

In den Versuchen des achten Abschnittes wurde das Schicksal der in Pollenkörnern befindlichen Chloroplasten bei dem Befruchtungsakt untersucht. Als Untersuchungsobjekt diente mir *Oenothera tetraptera.*

30. In den Pollenkörnern sind zahlreiche spindelförmige Stärkekörner nachweisbar. Bei der Keimung der Pollen treten sie in den Pollenschlauche hinein, ohne ihre Spindelform zu verlieren.
31. 34 Stunden nach der Bestäubung erreicht der Pollenschlauch den Embryosackscheitel. Die in dem Pollenschlauch zu beobachtenden Stärkekörner von Spindelform treten in den Synergiden dann in die Eizelle hinein.
32. Die Stärkekörner, welche in die Eizelle eingetreten sind, werden durch die darauffolgenden Mitosen bis in den vierzelligen Embryo verfolgt.

Durch diese Untersuchungen ist somit festgestellt, daß die SCHIMPER-MEYERschen Theorie in Bezug auf den Vermehrungsmodus der Chloroplasten zu Recht besteht, und ferner daß das Vorhandensein der Chondriosomen in pflanzlichen Zellen ganz in Abrede gestellt wird, obwohl seit deren Entdeckung im Jahre 1904 der genetische Zusammenhang zwischen ihnen und den Chloroplasten von mehreren Forschern z. B. GUILLIERMOND u. a. hervorgehoben worden ist.

X. Literatur[1)]

BAUR, E. (1909), Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort“ von *Pelargonium zonale*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 1.

BOWEN, R. H. (1920), Studies on the structure of plant protoplasm. I. Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat., Bd. 6.

—— (1929), Studies on the structure of plant protoplasm. II. Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat., Bd. 9.

CORRENS, C. (1909), Vererbungsversuche mit blaß- (gelb-) grünen und buntblätterigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 1.

CASPARY, R. (1850), Die Hydrilleen. Jahrb. Bot., Bd. 1.

FUJII, K. (1927), Recent progress in cytology and its methods of investigation. Report Jap. Assoc. Sci. 2 (Kyoto Meeting, 1926): 384–385 (japanisch).

GEITLER, L. (1922), Über die Verwendung von Silbernitrat zur Chromatophorendarstellung. Öst. Bot. Zeitschr., Bd. 71.

GUILLIERMOND, A. (1921), Titres et travaux scientifiques de M. A. GUILLIERMOND. Lyon.

—— (1927), Observations vitales sur l'instabilité de formes des mitochondries et sur leur permanence. Bull. Biol. de France et de la Belgique, Bd. 61.

HEITZ, E. (1922), Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten nebst Beobachtungen über Zellgröße und Chromatophorengröße. Strassburg.

—— (1925), Einige Bemerkungen über die Chloroplastenteilung und Chloroplastengröße. Biol. Zentralb., Bd. 45.

IKENO, S. (1916), Studies on hybrids of *Caspicum annuum*. Part II. On some variegated races. Journ. of Genetics, Bd. 6.

ISHIKAWA, M. (1918), Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. Ann. Bot., Bd. 32.

KASSMANN, F. (1926), Die Entwicklung der Chondriosomen und Chloroplasten von *Cabomba squatica* und *Cabomba caroliniana* auf Grund von Dauerbeobachtungen an lebenden Zellen. Planta, Bd. 1.

KIYOHARA, K. (1926), Beobachtungen über die Chloroplastenteilung von *Hydrilla verticillata*. Bot. Mag. (Tokyo), Bd. 40.

—— (1927), Vermehren sich die Plastiden auch in der Meristemzelle von *Hydrilla verticillata* nur durch Teilung oder nicht? Bot. Mag. (Tokyo), Bd. 41.

—— (1926), Über das Wachstum der Stärkekörner und die bimodale Variationskurve in Bezug auf die Größe der Stärkekörner in den Keimblättern von *Nelumbo nucifera* GAERTN. Bot. Mag. (Tokyo), Bd. 40.

1) Die ausführliche Literatur betreffs der Chloroplastenforschung befindet sich in Büchern verschiedener Autoren; SHARP: Introduction to cytology, 1934, SCHÜRHOFF: Die Plastiden, 1924, WILSON: The cell in development and heredity, 1925, u. a.

KIYOHARA, K. (1930), Über „osmiophile Plättchen“ BOWENs in pflanzlichen Zellen. Cytologia, Bd. 1.

KUWADA, Y. (1929), The chromosome arrangement. Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. Ser. B., Bd. 4.

KÜSTER, E. (1910), Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. Flora, Bd. 100.

—— (1927), Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Chloroplasten. Protoplasma, Bd. 2.

LEPESCHKIN, W. W. (1926), Über das Protoplasma und die Chloroplasten von *Bryopsis plumora.* Ber. Deut. bot. Ges., Bd. 44.

LOEW, O. u. BOKORNY, TH. (1881), Die chemische Ursache des Lebens theoretisch und experimentelle nachgewiesen. München.

—— (1881), Über das Absterben pflanzliches Plasmas unter verschiedenen Bedingungen. Pflügers Arch. ges. Physiol., Bd. 25.

LEWIS, M. R. & LEWIS, W. H. (1915), Mitochondria and other cytoplasmic structures in tissue cultures. Amer. Journ. Anat., Bd. 17.

LEWITZKY, G. (1911), Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea canadensis.* Ber. Deut. bot. Ges., Bd. 29.

LÖWISCHIN, A. M. (1913), „Myelinformen“ und Chondriosomen. Ber. Deut. bot. Ges., Bd. 31.

MEYER, A. (1883 a), Über Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Zeit., Bd. 39.

—— (1883 b), Das Chlorophyllkorn. Leipzig.

—— (1920), Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. Jena.

MOLISCH, H. (1921), Silbernitratreduktion der Chromatophoren. Ber. Deut. bot. Ges., Bd. 39.

MÖBIUS, M. (1920), Über die Größe der Chloroplasten. Ber. Deut. bot. Ges., Bd. 38.

MOTTIER, M. (1918), Chondriosoms and the *primordia* of chloroplasts and leucoplasts. Ann. Bot., Bd. 32.

NÄGELI, C. (1858), Die Stärkekörner. Zürich.

PROSINA, M. N. (1928), Verhalten der Chondriosomen bei der Pollenentwicklung von *Larix Dahurica* TURCZ. Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat., Bd. 7.

RANDOLPH, L. F. (1922), Cytology of chlorophyll types of maize. Bot. Gaz., Bd. 73.

REICHERT, E. T. (1913), The differenciation and specificity of starches.

RISCHKOV, V. (1930), Über die Kontinuität der Plastiden. Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat., Bd. 12.

SCHIMPER, A. F. W. (1883), Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörner. Bot. Zeit., Bd. 41.

SCHUMACHER, J. (1925), Über das Verhalten einiger basischen Farbstoffe zu Lipoiden. Bioch. Zeitschr., Bd. 166.

SCHÜRHOFF, N. (1924), Die Plastiden. Handb. d. Pflanzenanat., Bd. 1.

SHARP, L. W. (1934), Introduction to cytology. New York.

STONE, E. (1932), The origin, development, and increase of chloroplasts in the potato. Jour. Agr. Res., Bd. 45.

SUGIURA, T. (1928), Cytological studies on *Tropaeolum*. II. Bot. Mag. (Tokyo), Bd. 42.

WEIER, T. E. (1931), A study of moss plastid after fixation by mitochondrial, osmium and silver techniques. La cellule, Bd. 40.

YAMAHA, G. (1925), Über die Fixierungsflüssigkeiten (japanisch). Bot. Mag. (Tokyo), Bd. 39.

ZIRKLE, C. (1926), The structure of the chloroplast in certain higher plants. Amer. Jour. Bot., Bd. 13.

—— (1927), The growth and development of plastids in *Lunularia vulgaris*, *Elodea canadensis* and *Zea Mays*. Amer. Jour. Bot., Bd. 14.

XI. Erklärung der Tafeln[1]

TAFEL I

Alle Figuren beziehen sich auf die Zellen aus der Stammspitze.

Fig. 1–8 zeigen die Zellen aus der Stammspitze von *Elodea canadensis*.

Fig. 1. Eine Zelle aus dem Vegetationskegel der Stammspitze (REGAUD).

Fig. 2. Dieselbe aus dem etwas untereren Teil der Stammspitze (REGAUD).

Fig. 3. Dieselbe aus der Basis eines ziemlich erwachsenen Blattes (REGAUD).

Fig. 4. Dieselbe aus der Basis eines jungen Blattes (REGAUD).

Fig. 5. Dieselbe aus den 2–5 zelligen Blattanlagen (REGAUD).

Fig. 6. Die Zellen aus der Stammspitze (KOLATCHEV).

Fig. 7. Dieselbe aus den Blattanlagen (KOLATCHEV).

Fig. 8. Dieselbe aus der Basis eines ziemlich jungen Blattes (KOLATCHEV).

Fig. 9–15. Fixierte Bilder der jungen Zellen der Stammspitze von *Zea Mays*.

Fig. 9. Eine Zelle aus der Basis des sechsten Blattes (KOLATCHEV).

Fig. 10. Dieselbe aus dem etwas unteren Teil der Stammspitze (KOLATCHEV).

Fig. 11. Dieselbe aus der Stammspitze (KOLATCHEV).

Fig. 12. Eine Zelle aus der Stammspitze, welche im Begriff der Teilung ist (REGAUD).

Fig. 13. Eine Zellen aus der Basis eines jungen Blattes (REGAUD).

Fig. 14. Die Zellen im etwas unteren Teil der Stammspitze (REGAUD).

Fig. 15. Meristematische Zellen der Stammspitze (REGAUD).

---

1) Alle Figuren sind mit Ausnahme der Photomikrographien (Taf. V–VII, Fig. 73–86) mit Hilfe des ZEISS'schen Zeichenapparates etwas 1300 mal vergrößert. Alle Photographien wurden mit Hilfe von „Makam" hergestellt; Fig. 74, 76, 78, 80, 82, sind diejenigen, welche wieder durch Projektionsapparat zweimal vergrößert wurden.

TAFELN II–V

Alle Figuren beziehen sich auf die meristematischen Zellen der Wurzelspitze.

Fig. 16–21 zeigen die Wurzelzellen von *Elodea canadensis.*

Fig. 16. Die Zellen aus der Rinde (KOLATCHEV).

Fig. 17. Die etwas älteren Zellen derselben (KOLATCHEV).

Fig. 18. Die Urmeristemzellen (KOLATCHEV).

Fig. 19. Dieselben (REGAUD).

Fig. 20. Eine sich teilende Zelle (REGAUD).

Fig. 21. Die Zellen aus der Rinde (REGAUD).

Fig. 22–28. Wurzelzellen von *Zea Mays.*

Fig. 22. Die Zellen aus der Rinde (KOLATCHEV).

Fig. 23. Die Zellen aus dem Zentralzylinder (KOLATCHEV).

Fig. 24. Die Urmeristemzellen (KOLATCHEV).

Fig. 25. Eine sich teilende Zelle (REGAUD).

Fig. 26. Eine Zelle aus der Rinde (REGAUD).

Fig. 27. Die älteren Zellen aus dem Zentralzylinder (REGAUD).

Fig. 28. Die Urmeristemzellen (REGAUD).

Fig. 29–40. Wurzelzellen von *Chlorophytum comosum.*

Fig. 29. Die Zellen aus der Rinde (KOLATCHEV).

Fig. 30. Die jungen Zellen aus dem Zentralzylinder (KOLATCHEV).

Fig. 31. Dieselbe aus der Rinde (REGAUD).

Fig. 32. Dermatogenezellen (KOLATCHEV).

Fig. 33. Eine Zelle aus der Wurzelhaube (REGAUD).

Fig. 34. Die jungen Zellen im oberen Teil der Wurzelhaube (KOLATCHEV).

Fig. 35. Die Urmeristemzellen (KOLATCHEV).

Fig. 36. Eine langgestreckte Zelle aus dem Zentralzylinder (KOLATCHEV).

Fig. 37. Die jungen Zellen der Rinde (REGAUD).

Fig. 38. Die Urmeristemzellen (REGAUD).

Fig. 39. Eine in Teilung begriffene Zelle (REGAUD).

Fig. 40. Eine Zelle aus der Wurzelhaube (KOLATCHEV).

Fig. 41–47. Wurzelzellen von *Phaseolus vulgaris.*

Fig. 41. Die Zellen aus der Rinde (KOLATCHEV).

Fig. 42. Die älteren Zellen aus der Rinde (KOLATCHEV).

Fig. 43. Etwas entwickelte Zellen des Zentralzylinders (KOLATCHEV).

Fig. 44. Die jungen Zellen des Zentralzylinders (KOLATCHEV).

Fig. 45. Die Urmeristemzellen (KOLATCHEV).

Fig. 46. Dieselben (KOLATCHEV).

Fig. 47. Die Zellen aus der Rinde (REGAUD).

Fig. 48. Die Zellen des Zentralzylinders (REGAUD).

Fig. 49. Die Urmeristemzellen (REGAUD).
Fig. 50–56. Die Wurzelzellen von *Pisum sativum.*
Fig. 50. Die Rindenzellen (REGAUD).
Fig. 51. Eine sich teilende Zelle in der Rinde (REGAUD).
Fig. 52. Eine Zelle aus dem Zentralzylinder (REGAUD).
Fig. 53. Eine Zelle der Wurzelhaube (REGAUD).
Fig. 54. Eine Urmeristemzelle (KOLATCHEV).
Fig. 55. Eine Rindenzelle (KOLATCHEV).
Fig. 56. Die jungen Zellen des Zentralzylinders (KOLATCHEV).
Fig. 57–64. Die Wurzelzellen von *Zea Mays.*
Fig. 57. Die Rindenzellen (REGAUD).
Fig. 58. Die Zellen aus dem Zentralzylinder (REGAUD).
Fig. 59. Eine Zelle der Wurzelhaube (REGAUD).
Fig. 60. Die Urmeristemzellen (REGAUD).
Fig. 61. Dieselben (KOLATCHEV).
Fig. 62. Die Zellen aus dem oberen Teil der Wurzelhaube (KOLATCHEV).
Fig. 63. Eine ältere Zelle der Wurzelhaube (KOLATCHEV).
Fig. 64. Dieselbe (REGAUD).
Fig. 65–72. Die Wurzelzellen von *Allium Cepa.*
Fig. 65. Die Urmeristemzellen (REGAUD).
Fig. 66. Die Rindenzellen (REGAUD).
Fig. 67. Die jungen Zellen der Rinde (KOLATCHEV).
Fig. 68. Die älteren Zellen der Rinde (KOLATCHEV).
Fig. 69. Die Zellen aus der Wurzelhaube (KOLATCHEV).
Fig. 70. Die Urmeristemzellen (KOLATCHEV).
Fig. 71. Die Zellen des Zentralzylinders (KOLATCHEV).
Fig. 72. Die Rindenzellen (KOLATCHEV).
Fig. 73–76. Photomikrographien der fixierten Bilder der Zellen der Stammspitze von *Hydrilla verticillata.*
Fig. 73. Durch REGAUD'sches Gemisch fixierte Bilder.
Fig. 74. Dieselben bei Anwendung des CARNOY'schen Gemisches.
Fig. 75. Eine sich teilende Zelle, mit CARNOY'schem Gemisch fixiert.
Fig. 76. Durch CHAMPY'sches Gemisch fixierte Bilder.

TAFELN VI–VII

Photomikrographien betreffs des Befruchtungsvorgangs bei *Oenothera tetraptera.*

Fig. 77. Der bis zum Embryosackscheitel gelangte Pollenschlauch, in welchem die „männlichen Stärkekörner" von Spindelform sich beobachten lassen.
Fig. 78. Derselbe, stark vergrößert.

Fig. 79. Die schon befruchtete Eizelle.

Fig. 80. Dieselbe, stark vergrößert. Eine der beiden Synergiden sowie die Eizelle sind mit den betreffenden Stärkekörnern erfüllt.

Fig. 81. Die schon befruchtete Eizelle. In Pollenschlauch, in beiden Synergiden, sowie in der Eizelle sind die spindelförmigen Stärkekörner erkennbar.

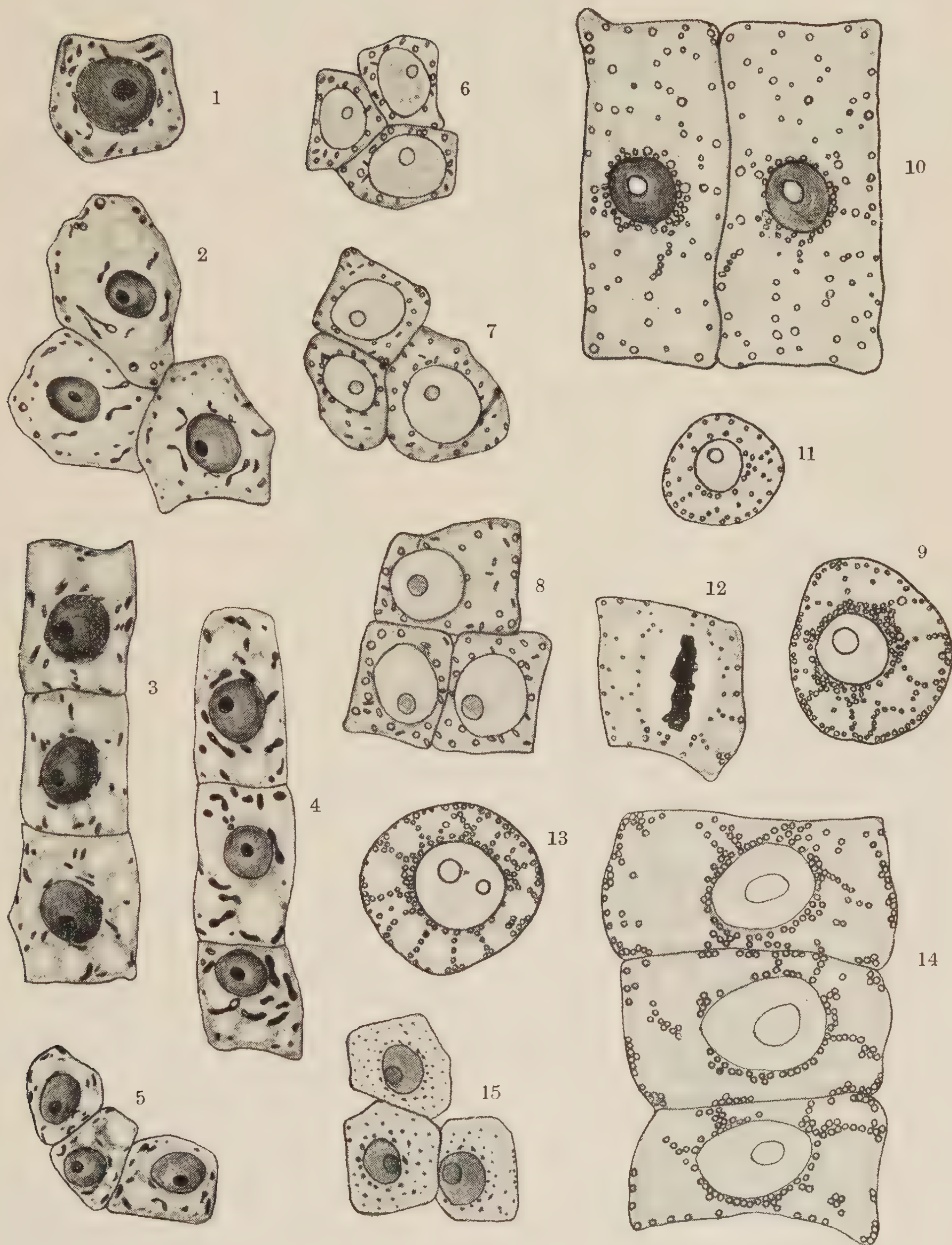
Fig. 82. Dieselbe, stark vergrößert.

Fig. 83. Die schon befruchtete Eizelle.

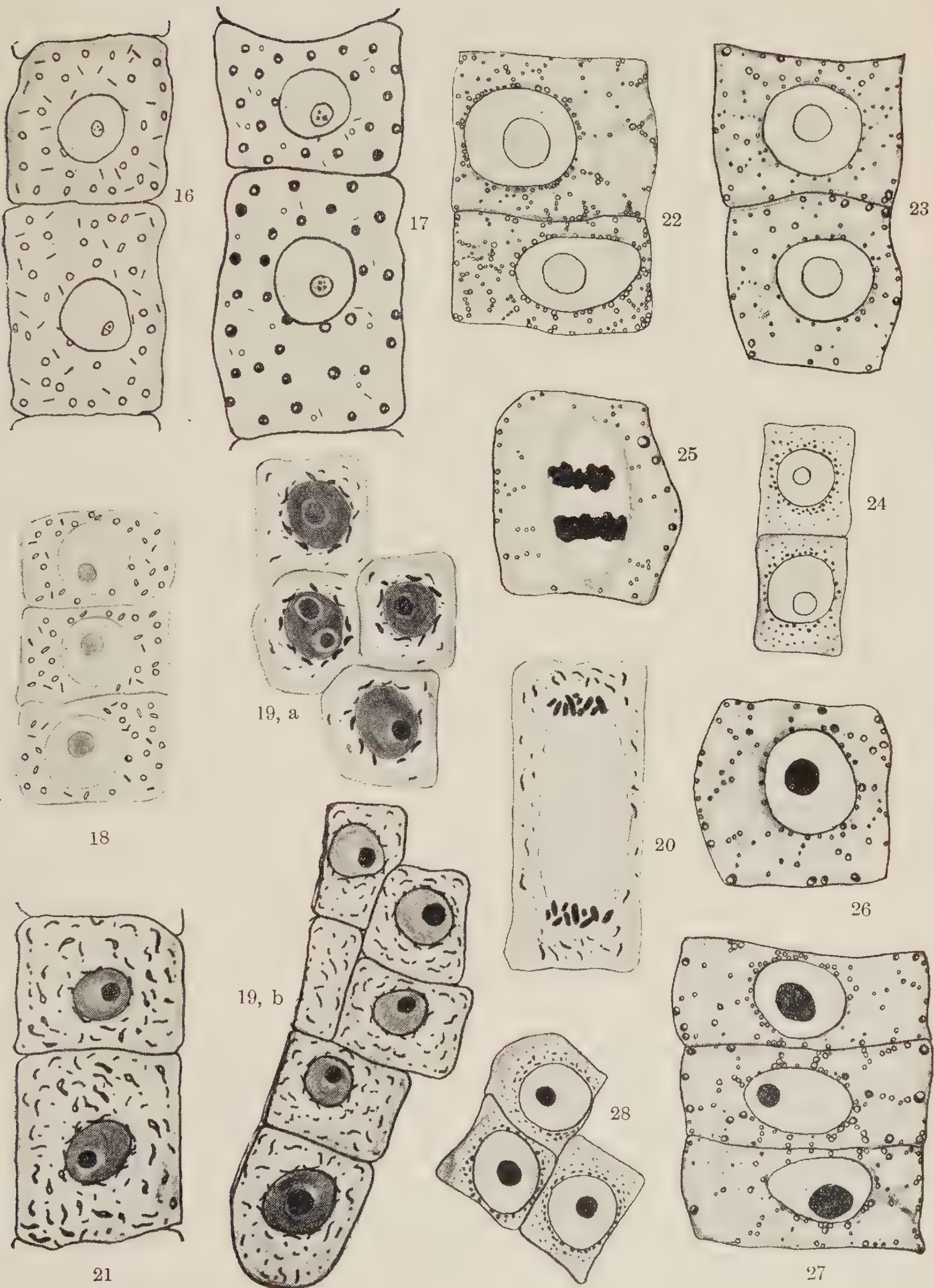
Fig. 84. Dieselbe, stark vergrößert. Die beiden Synergiden sowie die Eizelle sind mit den betreffenden Stärkekörnern erfüllt.

Fig. 85. Der vierzellige Embryo, in welchem die spindelförmigen Stärkekörner sich nachweisen lassen.

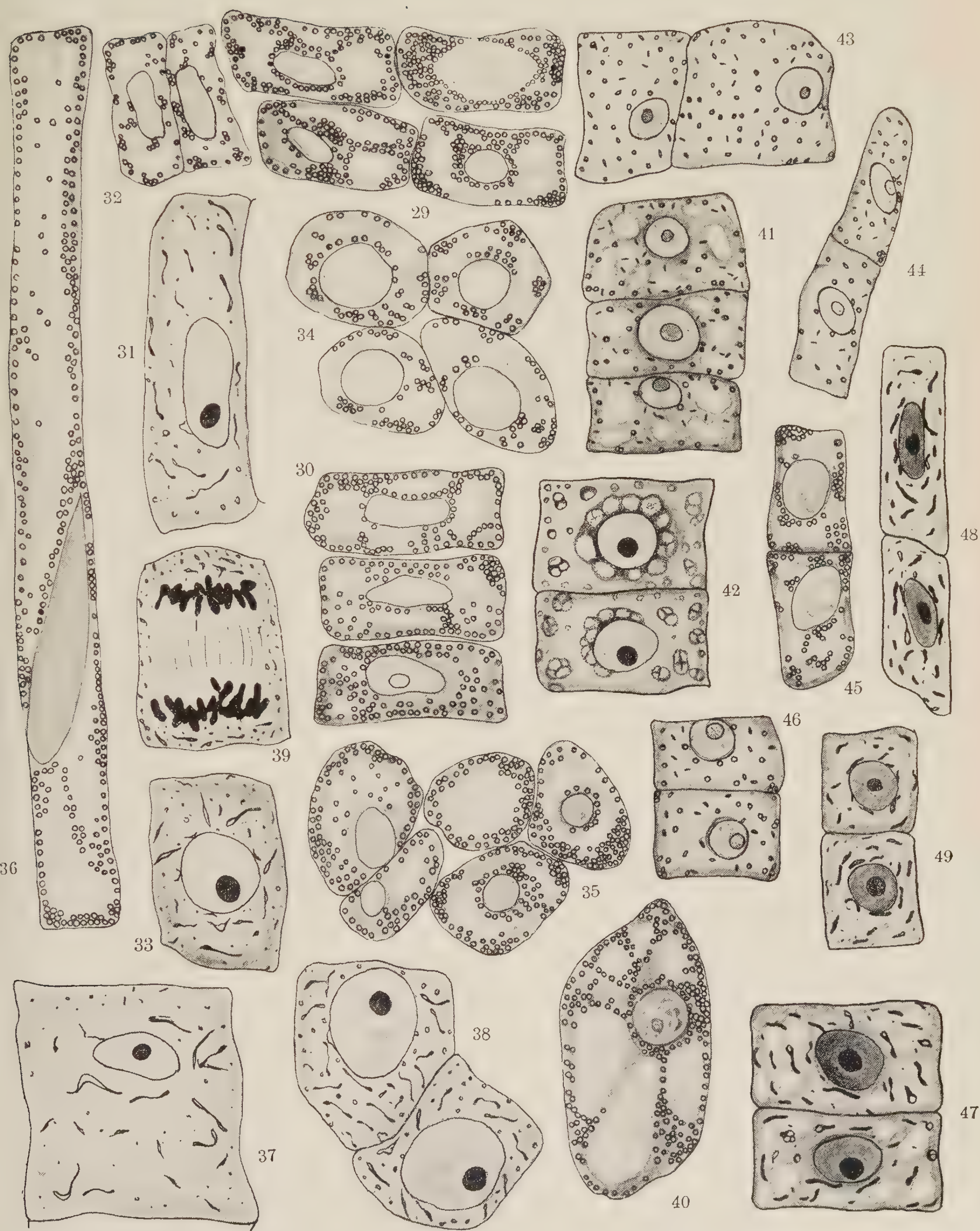
Fig. 86. Derselbe, stark vergrößert.



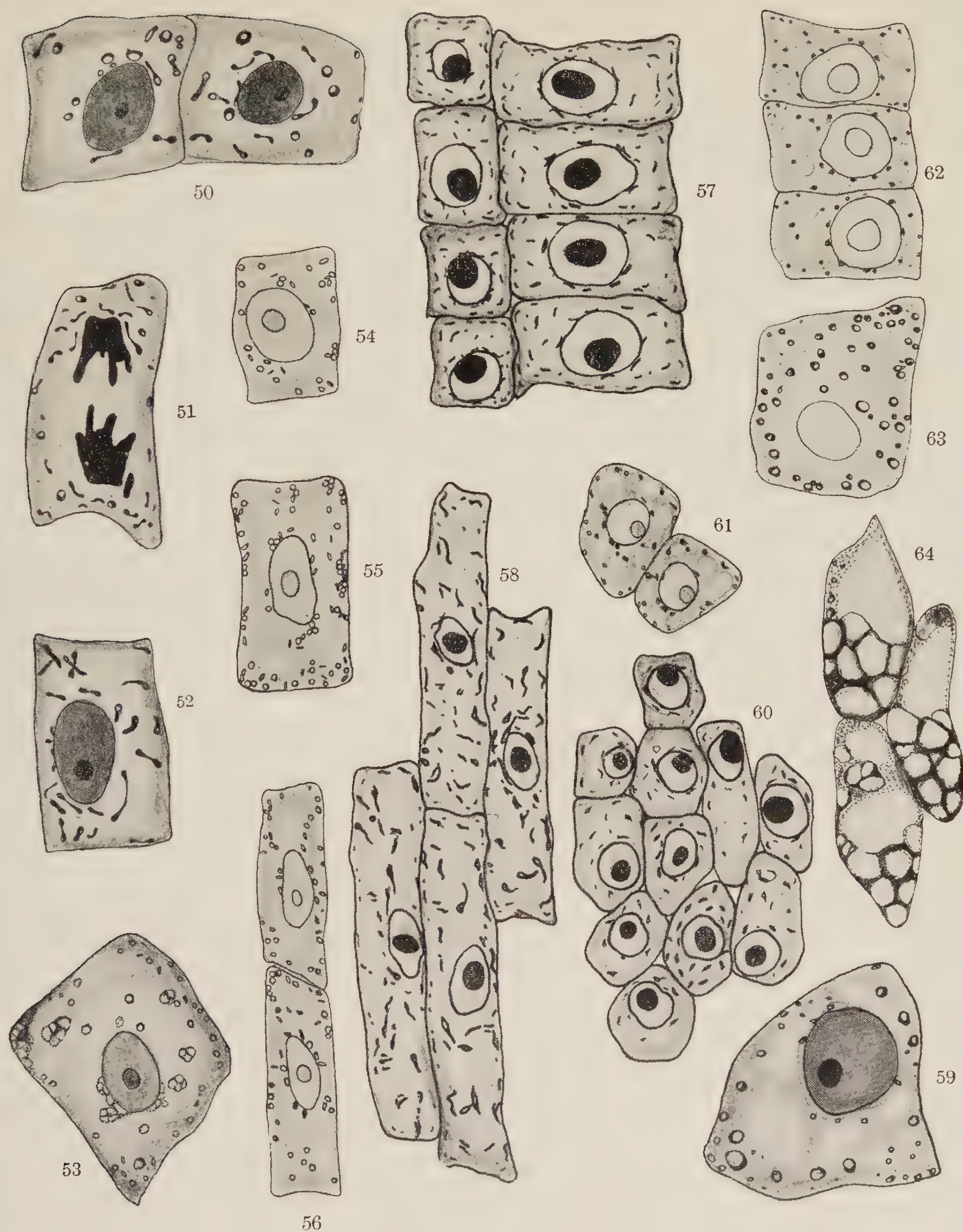
K. KIYOHARA, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie usw.



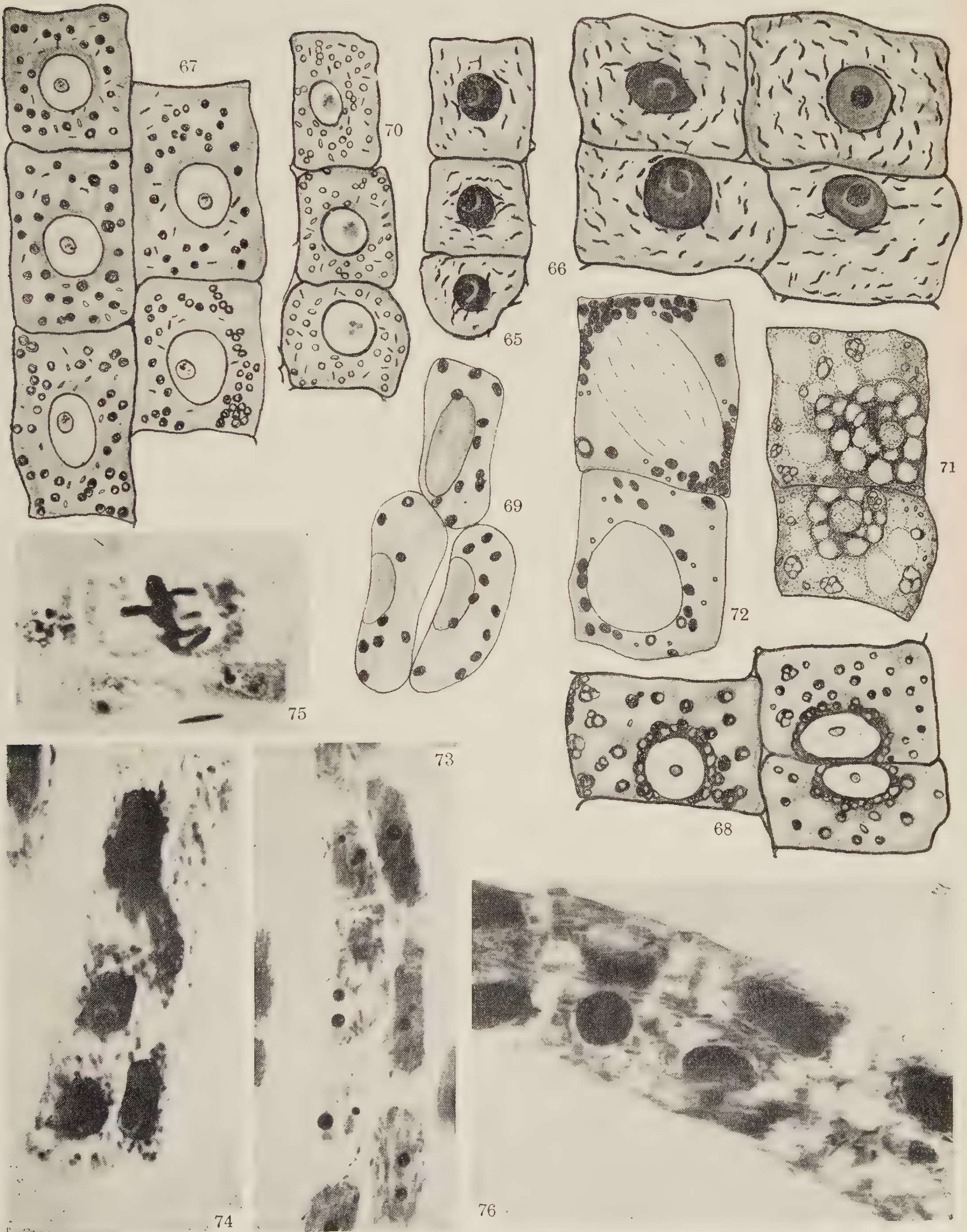
K. KIYOHARA, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie usw.



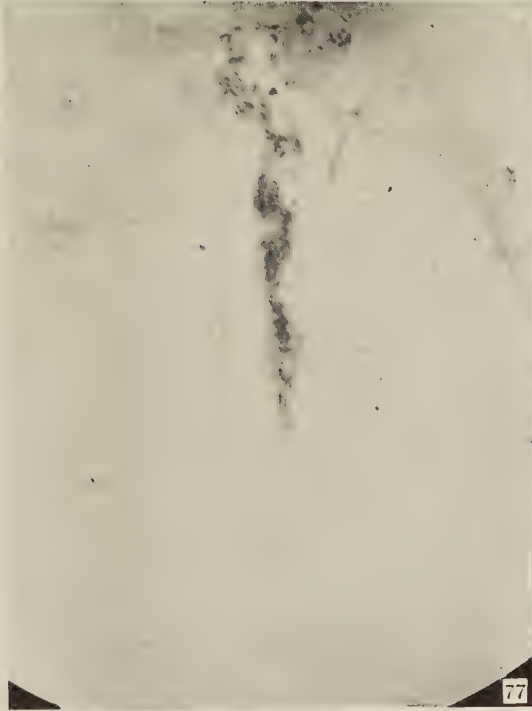
K. KIYOHARA, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie usw.

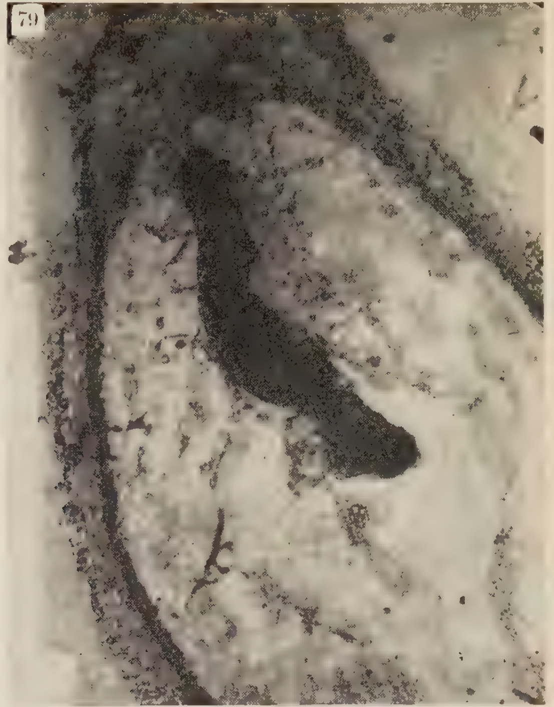


K. KIYOHARA, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie usw.

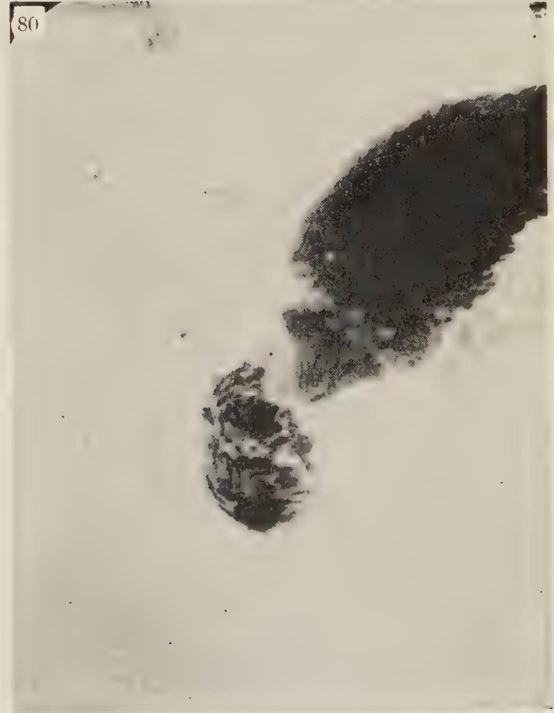


K. KIYOHARA, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie usw.

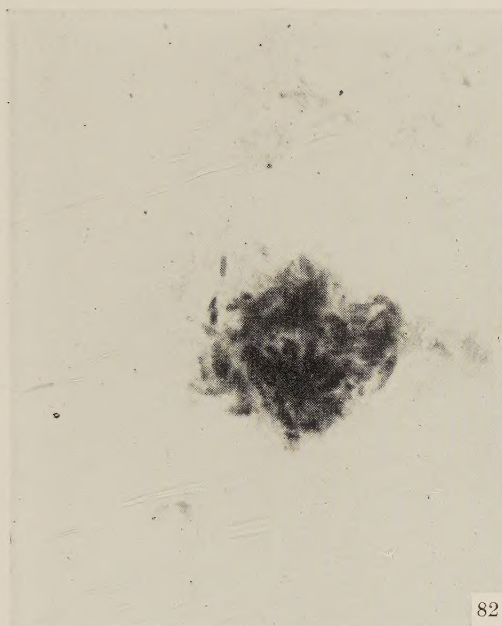




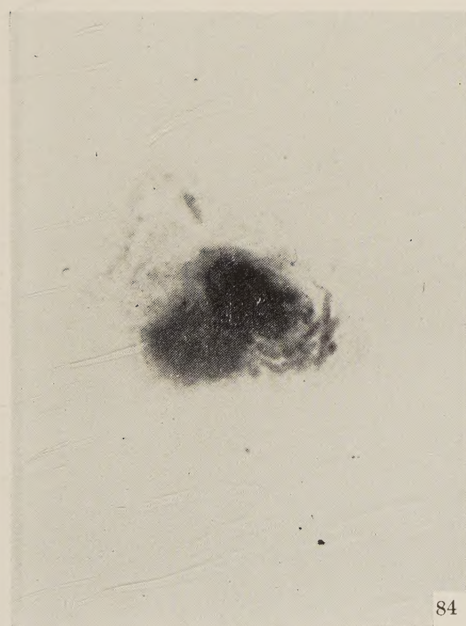


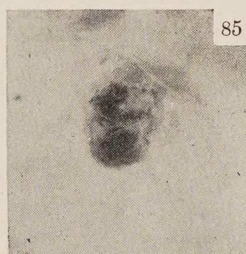


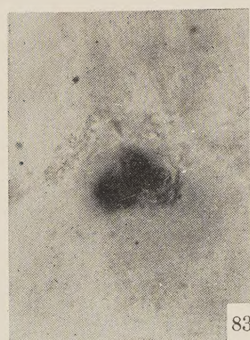
K. KIYCHARA, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie usw.

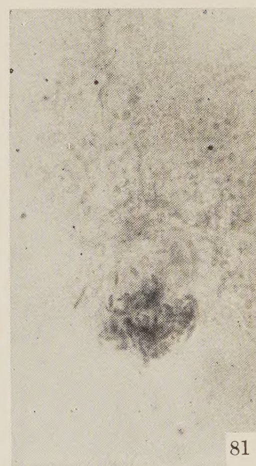

82


86


84


85


83


81

K. KIYOHARA, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie usw.

JOURNAL OF THE FACULTY OF SCIENCE
IMPERIAL UNIVERSITY OF TOKYO

SECTION I. MATHEMATICS, ASTRONOMY, PHYSICS, CHEMISTRY

SECTION II. GEOLOGY, MINERALOGY, GEOGRAPHY, SEISMOLOGY

SECTION III. BOTANY

Vol. I, Completed (1925–1928).

„ Part 1. Y. Yoshii, Über die Reifungsvorgänge des Pharbitis-Samens mit besonderer Rücksicht auf die Keimungsfähigkeit des unreifen Samens. Price ¥2.65

„ Part 2. Y. Ogura, Comparative Anatomy of Japanese Cyatheaceae. Price ¥3.80

„ Part 3. Y. Ogura, On the Structure and Affinities of Some Fossil Tree-Ferns from Japan. Price ¥1.30

„ Part 4. K. Yasui, Studies on the Structure of Lignite, Brown Coal, and Bituminous Coal in Japan. Price ¥2.70

Vol. II, Completed (1927–1932).

„ Part 1. G. Yamaha, Experimentelle zytologische Beiträge. I. Mitteilung. Orientierungsversuche an den Wurzelspitzen einiger Pflanzen. Price ¥4.60

„ Part 2. G. Yamaha, Experimentelle zytologische Beiträge. II. Mitteilung. Über die Wirkung des destillierten Wassers auf die Wurzelspitzenzellen von *Vicia Faba* bei verschiedenen Temperaturen. Price ¥1.60

„ Part 3. M. Kumazawa, Studies on the Structure of Japanese Species of *Ranunculus*. Price ¥1.00

„ Part 4. M. Kumazawa, Morphology and Biology of *Glaucidium palmatum* Sieb. et Zucc. with Notes on Affinities to the Allied Genera *Hydrastis*, *Podophyllum* and *Diphylleia*. Price ¥0.60

„ Part 5. Y. Ogura, On the Structure and Affinities of Some Cretaceous Plants from Hokkaido. Price ¥0.80

„ Part 6. M. Kumazawa, Morphological Studies of *Anemonopsis*, *Actaea* and *Cimicifuga*. Price ¥0.70

„ Part 7. Y. Ogura, On the Structure and Affinities of Some Cretaceous Plants from Hokkaido. Second Contribution. Price ¥0.70

Vol. III, Completed (1930–1931).

„ Part 1. M. Honda, Monographia Poacearum Japonicarum, Bambusoideis exclusis. Price ¥7.00

„ Part 2. Y. Satake, Systematic and Anatomical Studies on Some Japanese Plants, I. Price ¥0.50

Vol. IV

„ Part 1. K. Ohki, On the Systematic Importance of Spodograms in the Leaves of the Japanese Bambusaceae. Price ¥1.70

„ Part 2. Y. Satake, Systematic and Anatomical Studies on Some Japanese Plants, II. (JUNCACEAE). Price ¥1.80

„ Part 3. S. Watari, Anatomical Studies on Some Leguminous Leaves, with Special Reference to the Vascular System in Petioles and Rachises. Price ¥2.90

„ Part 4. T. Miduno, Zytologische Untersuchungen der Bryophyten, I. Die Morphologie der Spermatozoiden einiger Hepaticeen.
A. Yuasa, Studies in the Cytology of Pteridophyta, V. Spermatoteleosis in *Notogramme japonica* PRESL and *Pteris multifida* POIRET with special reference to the development of border-brim, lateral bar and cilia-bearing band. Price ¥0.90

„ Part 5. K. Kiyohara, Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie der Vermehrung der Chloroplasten. Price ¥2.40

SECTION IV. ZOOLOGY

SECTION V. ANTHROPOLOGY

CONTENTS

This JOURNAL is on sale at

MARUZEN CO., LTD.
6, Nihonbashi Tori-Nichome, Tokyo

R. FRIEDLÄNDER & SOHN
Karlstr. 11, Berlin, N.W. 6

Price in Tokyo: Yen 2.40 for this Part

昭和十年十二月二十三日印刷
昭和十年十二月二十六日發行

編纂兼發行者　東京帝國大學

東京市麴町區内幸町一丁目四番地
印刷者　秋本宗市

東京市麴町區内幸町一丁目四番地
印刷所　株式會社ヘラルド社印刷部

東京市日本橋區通二丁目六番地
賣捌所　丸善株式會社